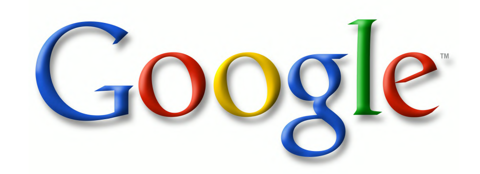
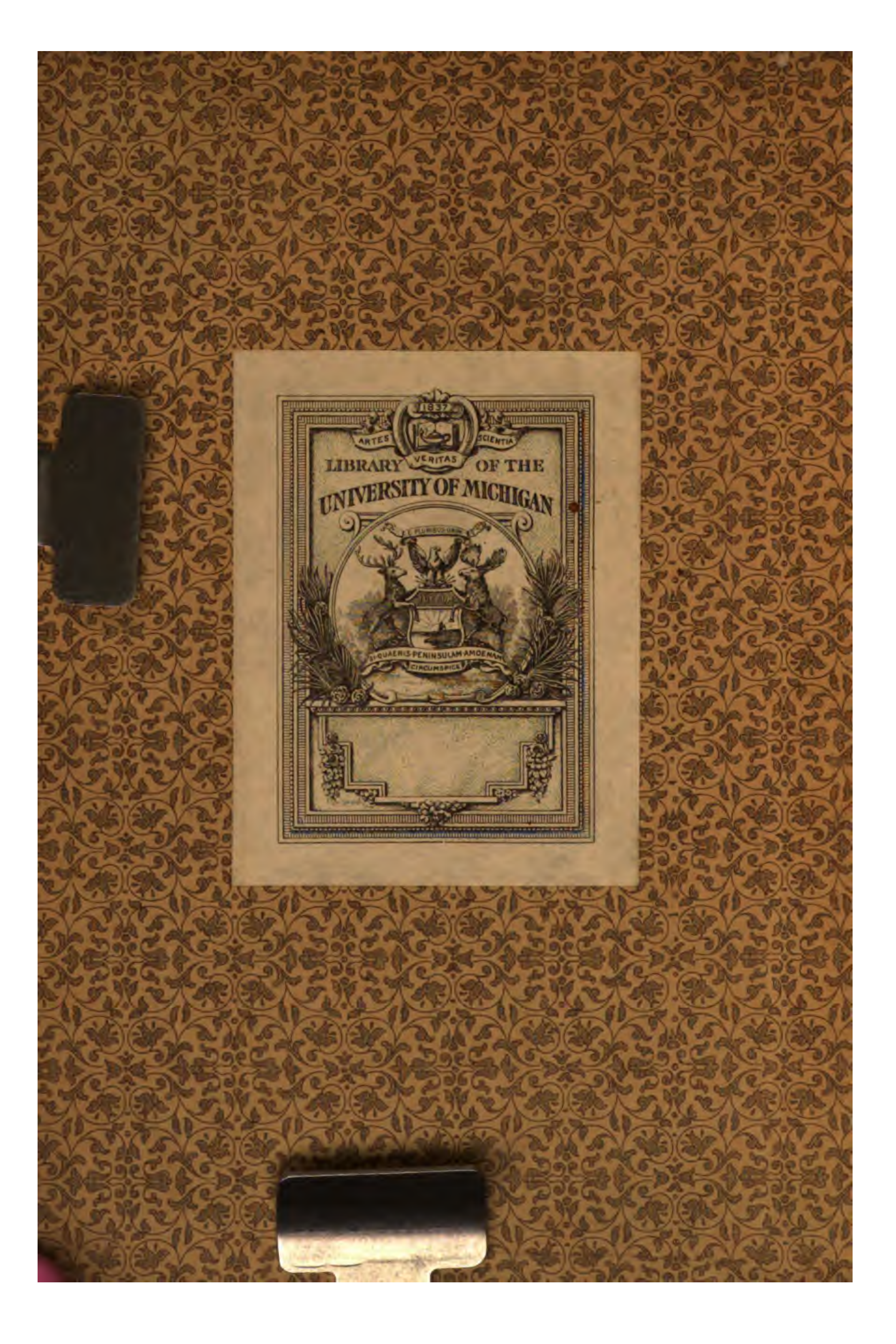





1837
ARTES
SCIENTIA
VERITAS
LIBRARY OF THE
UNIVERSITY OF MICHIGAN
SI QUAERIS PENINSULAM AMOENAM
CIRCUMSPICE

LEHRBUCH
DER
ÖKOLOGISCHEN PFLANZENGEOGRAPHIE.

EINE EINFÜHRUNG IN DIE KENNTNIS DER

PFLANZENVEREINE.

VON

Dr. EUGENIUS WARMING,
UNIVERSITÄTS-PROFESSOR DER BOTANIK
UND DIREKTOR DES BOTANISCHEN GARTENS ZU KOPENHAGEN.

DEUTSCHE,
VOM VERFASSER GENEHMIGTE, DURCHGESEHENE UND VERMEHRTE
AUSGABE.

VON

Dr. EMIL KNOBLAUCH,
PRIVATDOCENTEN DER BOTANIK AN DER UNIVERSITÄT ZU GIESSEN.

BERLIN,
GEBRÜDER BORNTRAEGER.
1896.

Vorwort.

Die Bezeichnung »ökologische Pflanzengeographie« ist, soviel ich weiß, neu. Was ich darunter verstehe, wird man in der Einleitung auseinandergesetzt finden. Ich kenne auch keine Arbeit, die der vorliegenden ähnlich wäre und mir als Vorbild hätte dienen können; es giebt allerdings gute Vorarbeiten in pflanzengeographischer Richtung, namentlich von *Grisebach* und *Drude*. Der Entwurf dieses Werkes konnte daher von mir erst nach vielem Herumtasten hergestellt werden. Es war ursprünglich nicht meine Absicht, einen Abschnitt wie den ersten auszuarbeiten. Später sah ich seine Notwendigkeit ein, schrieb ihn aber mit vielem Widerstreben, weil ich mich hierbei auf Gebiete, wo ich mich sehr unsicher fühlte, wagen und andere Lehrbücher, namentlich *Ramanns* Bodenkunde benutzen mußte.

Im übrigen ist die Darstellung teils auf die ansehnliche biologische Litteratur der letzten Jahrzehnte, deren wichtigste, den Gegenstand behandelnde Werke in der Auswahl der Litteratur aufgeführt sind, teils auf die Beobachtungen aufgebaut, die ich selbst auf Reisen in der alten und der neuen Welt, etwa zwischen dem südlichen Wendekreise und dem 70. Grade nördlicher Breite gemacht habe.

Schon in den Jahren 1890 und 1891 habe ich in einer Reihe von Vorlesungen für Studierende der Naturwissenschaften einen Grundriß der vorliegenden Arbeit gegeben; als ich 1891 und 1892 die Antillen und Venezuela bereiste, war meine Hauptaufgabe, Stoff zu seiner vollständigeren Ausarbeitung zu sammeln. Ich wollte diese anfänglich erst nach einigen Jahren veröffentlichen, aber äußere

Rücksichten haben es mir wünschenswert erscheinen lassen, sie schon jetzt und in der vorliegenden Form herauszugeben.

Ich fühle deutlich, daß ich bei weitem nicht, auch nicht annähernd, das mir vorschwebende Ideal erreicht habe; die Unvollständigkeit unseres gegenwärtigen Wissens und meine eigene Unvollkommenheit setzten mir Schranken. Die hier gestellte Aufgabe ist in Wirklichkeit so groß und erfordert so umfassende morphologische, systematische und andere Kenntnisse, ferner eine solche Vertrautheit mit den Ergebnissen der Bodenkunde und der Geographie, daß die Fähigkeiten eines *Humboldt* dazu gehören, um eine einigermaßen befriedigende Lösung zu geben. Trotz seiner Mängel wird das Buch hoffentlich den jüngeren Forschern zur Anleitung dienen und sie anregen, in der angegebenen Richtung zu arbeiten, was sich sicherlich in hohem Grade lohnen wird. Gewisse Teile will ich in Universitäts-Vorlesungen vollständiger darstellen, wodurch dem Mangel der Abbildungen wird abgeholfen werden können.

Ich habe noch einigen zu danken, die mir freundlichst Aufklärungen mitgeteilt oder Teile der Korrekturbogen gelesen oder mich durch Verbesserungen unterstützt haben, besonders Kammerherrn Dr. *P. E. Müller*, Lektor *W. Johannsen*, Professor Dr. *E. Löffler*, Dr. *L. Kolderup-Rosenvinge*, Inspektor *P. Feilberg*, Docenten Dr. *V. Ussing* und Cand. mag. *Raunkiär*.

Zu der vorhergehenden Übersetzung des vom 1. März 1895 datierten Vorwortes des Originals füge ich für die deutsche Ausgabe folgendes hinzu.

Nachdem die dänische Ausgabe etwa vor einem Jahr erschienen war, sind mehrere Arbeiten veröffentlicht worden, die ich leider nicht mehr benutzen konnte, außer einigen kleineren namentlich der erste Teil von *Drudes* Werk »Deutschlands Pflanzengeographie«.

Meinen warmen Dank sage ich Dr. *E. Knoblauch* dafür, daß er sowohl mein »Handbuch der systematischen Botanik« als auch die vorliegende Arbeit mit außerordentlicher Sorgfalt und Tüchtigkeit übersetzt und an vielen Stellen, besonders in dem »Handbuche«, Verbesserungen eingeführt hat. Auch Professor *Vöchting* bin ich für eine Reihe von Korrekturen des »Lehrbuches« Dank schuldig.

Kopenhagen, den 14. April 1896.

Eugenius Warming.

Warmings »Plantesamfund. Grundträk af den ökologiske Plantegeografi. Kjöbenhavn. Philipsens Forlag. 1895« (VII und 335 S. 8°), das erste Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie, lege ich Botanikern und Geographen in einer deutschen Ausgabe vor. Der Verfasser hat das Werk vor dem Drucke durchgesehen und stellenweise geändert. Da *Drudes* Pflanzengeographie von Deutschland nicht mehr benutzt werden konnte, so tritt die Originalität beider Werke deutlich hervor. Einige Änderungen des Textes rühren von mir her, brauchen und können aber nicht im einzelnen aufgezählt werden. Hier und da waren neue deutsche Ausdrücke einzuführen. *Warming* und ich legten hierbei besondere Sorgfalt darauf, kurze, bezeichnende, sich dem deutschen Sprachgeiste eng anschließende Worte anzuwenden. Bei unserer Wahl des Ausdruckes Pflanzenverein (dänisch Plantesamfund) wurde zunächst eine ursprüngliche Bedeutung des Wortes Verein, das durch Vereinigung verbundene, berücksichtigt, dann aber auch der gewöhnliche Sinn, Verbindung mit bestimmter Arbeitsteilung. Die Benennung Pflanzenverein soll nicht nur auf das Verbundensein, sondern auch auf die gegenseitige Abhängigkeit der Individuen eines Vereines, überhaupt auf die bestimmte Ökonomie, hinweisen. Die Pflanzenvereine stellen die niedrigste Vereinsform dar und haben noch keine so weitgehende Arbeitsteilung, wie sie in den Staaten der Menschen und gewisser Tiere und in den Menschenvereinen vorkommt (S. 110). Der Ausdruck Pflanzenverein wird von uns statt der Ausdrücke Vegetationsformation, Pflanzenformation, Formation und ähnlicher gebraucht, um die ökologischen Verhältnisse der Vegetation zu bezeichnen. Das Wort Formation hat bei den Autoren einen allzu verschiedenen Sinn und wird am besten nur dann anzuwenden sein, wenn floristisch abweichende, für gewisse Florengebiete charakteristische Vereine oder Vereinsgruppen benannt werden sollen (S. 111); viele in der Litteratur verbreitete Benennungen entsprechen schon diesem bestimmten Sinne des Ausdruckes Formation.

»Bei uns« und ähnliche Wendungen wurden bei den Angaben beibehalten, die sowohl für Dänemark als auch für einen großen Teil Deutschlands gelten.

Das Buch wendet sich durch seinen vielseitigen Inhalt an alle Kreise der Botaniker, keineswegs nur an Pflanzengeographen. Es ist die erste Schrift, welche die Ökologie der Pflanzenvereine in

klarer, konsequenter Weise behandelt, und wird auf die Weiterentwicklung der ökologischen Forschung gewiß einen guten, fördernden Einfluß ausüben. Die Darstellung besitzt die bekannten Vorzüge der anderen Lehrbücher des Verfassers.

Ich erfreute mich fortdauernd der Mitarbeit *Warmings* und und sage ihm dafür meinen verbindlichsten Dank.

Gießen, den 22. April 1896.

Emil Knoblauch.

Inhaltsübersicht.

Einleitung.

Dritter Abschnitt. Die Hydrophytenvereine.

Vierter Abschnitt. Die Xerophytenvereine.

Fünfter Abschnitt. **Die Halophytenvereine.**

Sechster Abschnitt. **Die Mesophytenvereine.**

Siebenter Abschnitt. **Der Kampf zwischen den Pflanzenvereinen.**

Verbesserungen und Zusätze.

S. 1, Zeile 11 und 12 von unten lies: Ferner sind die Florenreiche in natürliche Gebiete, in Regionen und Bezirke, einzuteilen, und diese Gebiete zu kennzeichnen;
» 4, » 13—15 von oben lies: dieselbe Lebensform, d. h. im Einklange mit denselben Lebensbedingungen im ganzen denselben Habitus, gleiche Anpassungen und Lebenserscheinungen angenommen
» 4, » 8 von unten schalte nach auch ein: in dem anatomischen Bau und
» 5, » 12 v. u. lies 54 statt 56.
» 7. Am Schlusse des 1. Absatzes füge hinzu: (vgl. jedoch auch S. 109, 2. Absatz).
» 26, Zeile 11 v. o. lies Wuchs statt Wachstum.
» 33, » 15 v. u. lies Ableitung statt Wegleitung.
» 52, » 17 v. o. füge vor Aus ein: Aus dunklerem Boden verdunstet mehr als aus hellerem; die Stufenfolge ist: schwarz, grau, braun, gelb, rot, weiß.
» 55, » 13 v. u. lies: Rolle, wenn der Boden ein guter Wärmeleiter ist;
» 65 lies Felsenboden statt Felsboden.
» 96, Zeile 11 u. 12 v. o. lies: mit dem Niveau, das die Blütenstände in der Vegetation
» 109, » 4 v. u. lies: und den Staaten der Menschen oder den
» 122, » 14 v. u. lies: *Zostera* in dänischen Gewässern bis zu
» 127, » 18 v. u. lies des spezifischen Gewichtes statt der Dichte.
» 129, » 2 v. u. lies wie statt als.
» 138, » 18 v. o. lies: *natans, Salvinia,*
» 149, » 13 v. o. schalte vor *Cymodocea* ein: *Posidonia,*
» 149, » 14 v. u. lies: Strömungen und der Tiefe des
» 150, » 1 v. o. lies statt die Dichte: das spezifische Gewicht
» 151, » 9 v. u. lies wandernde Sprosse statt Wanderrhizome.
» 161 und 162 lies: Die Salzwassersümpfe sind nicht nur floristisch, ... daß sie sich sehr von den Süßwassersümpfen unterscheiden; sie werden am .... besprochen. Diese zeigen indessen so viele .... geteilt werden müssen, ...
» 166, Zeile 6 von unten lies: spät, einzelne früher blühende Arten, z. B. *Eriophorum vaginatum*, ausgenommen.

S. 169, Zeile 1—4 v. u. Der Satz »Nur solche ... vermögen.« ist an den Schluß des zweiten Absatzes zu bringen.
» 171, » 12 v. u. lies: Von etwa vorhandenen einjährigen Schmarotzern
» 178, » 13 v. o. lies II statt III.
» 188, » 10 v. u. lies bedeckende Blätter statt Deckblätter.
» 197, » 1—3 v. o. lies: scheiden Lösungen hygroskopischer Salze aus (Chloride...), die am Tage erstarren und den Pflanzenteilen einen weißen oder grauen Ton verleihen; nachts....
» 204, » v. u. lies *crispiflora* statt *ventricosa*.
» 208, » 2 v. u. lies Felsenheiden statt Felsensteppen.
» 214, » 1 und 2 v. u. lies: Die Vegetation kann auf den Felsen, denen
» 222, » 11 v. u. lies Halbsträucher statt Zwergsträucher.
» 235, 4. Zeile des 3. Absatzes streiche Ericaceen-
» 235, letzte Zeile des 3. Absatzes lies: baltische Heide nennen.
» 237, Zeile 13 v. u. lies: trocken ist?
» 253, » 18 v. u. lies: *equisetiforme*.
» 254, » 16 v. u. lies: nach Michon und Schweinfurth
» 257, » 11 v. o. lies: Kostytscheff
» 263, » 9 v. u. lies: einzige oberirdische Wasserquelle
» 269, » 2 v. u. streiche das erste Komma.
» 305, » 16 v. u. lies *Calystegia* statt *Convolvulus*.
» 315, » 7 v. u. schalte vor scheinen ein: und die Blumenteppiche Baers
» 316, » 10 v. o. lies: senkrechtem, mehrköpfigem Rhizom
» 338, » 14 v. o. schalte nach der Klammer ein: und nur etwa 9° Unterschied zwischen der mittleren Wärme des Sommers und der des Winters
» 378, » 13 v. o. schalte vor angestellt ein: oder der einzelnen Art
» 398 lies Chloris statt Chlorisia.
» 399 lies Enteromorpha statt Enteromdorpha.
» 400 schalte ein: Etagenbäume 341.

Einleitung.

1. Kap. Floristische und ökologische Pflanzengeographie.

Die Aufgabe der **Pflanzengeographie** ist, uns über die Verteilung der Pflanzen auf der Erde, sowie über die Gründe und die Gesetze dieser Verteilung zu belehren. Diese kann von zwei verschiedenen Gesichtspunkten betrachtet werden, nach denen man die Pflanzengeographie in die **floristische** und die **ökologische** teilen kann, die jedoch nur zwei verschiedene Richtungen derselben Wissenschaft sind, viele Berührungspunkte haben und an gewissen Punkten ineinander übergehen.

Die **floristische Pflanzengeographie** hat folgende Aufgaben. Die erste und leichteste ist, von den auf größeren oder kleineren Gebieten wachsenden Arten Listen, eine »Flora«, herzustellen; diese Listen sind ein unentbehrliches Rohmaterial. Der nächste Schritt ist die Einteilung der Erdoberfläche in natürliche floristische Gebiete (Florenreiche etc.; vgl. Drude, II, III) nach ihrer Verwandtschaft, d. h. nach der Menge von gemeinsamen Arten, Gattungen und Familien. Ferner sind die Gebiete in natürliche Abschnitte, Regionen, Zonen einzuteilen und zu kennzeichnen; man hat die Grenzen für die Verbreitung der Arten, Gattungen, Familien (deren Habitatio oder Standortsgebiet, Area), ihre Verteilung und ihre Dichtigkeit des Vorkommens in verschiedenen Ländern, den Endemismus, das Verhältnis der Inselfloren zu den Floren der Festländer, das der Gebirgsfloren zu denen der Tiefländer u. v. a. festzustellen.

Der denkende Forscher wird bei der einfachen Feststellung von Thatsachen nicht stehen bleiben; er sucht nach den **Gründen**, weshalb alle diese Beziehungen gerade so sind, wie sie sind. Diese Gründe können teils **gegenwärtige** (geognostische, topographische,

klimatische), teils **historische** Verhältnisse sein. Die Grenzen einer Art können nämlich auf den Bedingungen der Gegenwart beruhen, auf den Schranken, welche Gebirge und Meere, Boden und klimatische Verhältnisse in der Gegenwart ihrer Verbreitung setzen, aber auch auf den geohistorischen oder den geologischen und den klimatischen Verhältnissen lange verflossener Zeiten und auf der ganzen Entwicklungsgeschichte der Art, den Stellen ihres Vorkommens, auf ihren Wanderungsmitteln und ihrer Wanderungsfähigkeit. Ferner sind die Fragen nach den Entwicklungscentra, nach dem Ursprung und dem Alter der Arten und Gattungen u. v. a. zu behandeln; und dahinter liegt die Frage nach der Entstehung der Arten.

So wird Dänemarks noch nicht geschriebene floristische Pflanzengeographie zur Aufgabe haben, folgendes zu untersuchen: Die Verbreitung der vorkommenden Arten, ihre Verteilung im Lande, Dänemarks Einteilung in natürliche floristische Bezirke, Dänemark als floristischen Teil eines größeren natürlichen Gebietes oder seine floristische Verwandtschaft mit Skandinavien, Deutschland etc., die Fragen, wann und woher die Arten nach der Eiszeit einwanderten, die Wege ihrer Wanderungen und ihre Wanderungsmittel, die Frage nach Reliktenpflanzen u. v. a.

Mit den übrigens interessanten und weitreichenden Aufgaben der floristischen Pflanzengeographie haben wir uns hier nicht zu befassen. Diese ist besonders von Wahlenberg, Schouw, Alph. de Candolle, Grisebach, Engler und Drude behandelt worden.

Die **ökologische Pflanzengeographie** hat ganz andere Aufgaben; sie belehrt uns darüber, wie die Pflanzen und die Pflanzenvereine ihre Gestalt und ihre Haushaltung nach den auf sie einwirkenden Faktoren, z. B. nach der ihnen zur Verfügung stehenden Menge von Wärme, Licht, Nahrung, Wasser u. a. einrichten *).

Ein flüchtiger Blick zeigt, daß die Arten über das ganze Gebiet ihrer Standorte keineswegs gleichmäßig verteilt sind, sondern sich in Gesellschaften mit sehr verschiedener Physiognomie gruppieren. Die erste und leichteste Aufgabe ist, zu ermitteln, welche Arten an den gleichartigen Standorten (Stationes) vereinigt sind. Dieses ist

---

*) Als Ökologie (οἶκος, Haus, Haushaltung, λόγος, Lehre) hat Haeckel (Generelle Morphologie der Organismen, 1866) die Wissenschaft von den Beziehungen der Organismen zur Außenwelt bezeichnet. Reiter gebrauchte den Ausdruck etwa in demselben Sinne.

eine einfache Feststellung oder Beschreibung von Thatsachen. Eine andere, auch nicht schwierige Aufgabe ist, die Physiognomie der Vegetation und der Landschaft zu schildern.

Die nächste und sehr schwierige Aufgabe ist die Beantwortung der Fragen: Weshalb schließen sich die Arten zu bestimmten Gesellschaften zusammen und weshalb haben diese die Physiognomie, die sie besitzen? Dadurch kommen wir zu den Fragen nach der Haushaltung der Pflanzen, nach ihren Anforderungen an die Lebensbedingungen, zu den Fragen, wie sie die äußeren Bedingungen ausnutzen und wie sie in ihrem äußeren und ihrem inneren Bau und ihrer Physiognomie an sie angepasst sind, und kommen zunächst zur Betrachtung der Lebensformen.

2. Kap. Die Lebensformen (Vegetationsformen).

Jede Art muß im äußeren und im inneren Bau mit den Naturverhältnissen, worunter sie lebt, im Einklange sein, und kann sie sich, wenn sich jene ändern, ihnen nicht anpassen, so wird sie von anderen Arten verdrängt werden oder ganz zu Grunde gehen. Es ist daher eine der wichtigsten und ersten Aufgaben der ökologischen Pflanzengeographie: die Epharmonie*) der Art, die man ihre Lebensform nennen kann, zu verstehen. Diese zeigt sich besonders in den Gestaltverhältnissen und in der Dauer der Ernährungsorgane (im Bau des Laubblattes und des ganzen Laubsprosses, in der Lebensdauer des Individuums etc.), weniger in denen der Fortpflanzungsorgane. Diese Aufgabe führt tief in morphologische, anatomische und physiologische Studien ein; sie ist sehr schwierig, aber sehr anziehend; sie kann noch durchaus nicht befriedigend gelöst werden, aber die Zukunft gehört ihr. Bei ihr stoßen wir auch auf die Frage nach dem Ursprunge der verschiedenen Arten.

Was die Aufgabe sehr erschwert, ist z. B. der Umstand, daß es neben der gestaltenden Fähigkeit der vielen äußeren Faktoren und neben der Anpassung der Arten an diese bei jeder Art bestimmte, natürliche, erbliche Anlagen giebt, die aus inneren, unbekannten Ursachen Gestalten hervorbringen, welche wir zu den umgebenden Naturverhältnissen, jedenfalls zu den gegenwärtigen, in gar keine

*) Vesque bezeichnet »L'épharmonie« als »l'état de la plante adaptée (II).

Beziehung bringen können und daher gar nicht verstehen. Diese nach der natürlichen Verwandtschaft verschiedenen inneren Anlagen bringen es mit sich, daß die Entwicklung der Arten unter der Einwirkung derselben Faktoren auf ganz verschiedenen Wegen zu demselben Ziele führen kann. Während sich z. B. eine Art an trockne Standorte durch eine dichte Haarbekleidung anpasst, kann eine andere unter denselben Verhältnissen kein einziges Haar hervorbringen (Vesque, IV), sondern wählt z. B., sich mit einer Wachsschicht zu bedecken oder ihre Laubblätter zu reducieren und mit dem Äußeren der Stammsukkulenten aufzutreten, oder wird in ihrer Entwicklung ephemer.

Einerseits haben in den wenigsten Familien der Blütenpflanzen die verschiedenen Arten dieselbe Lebensform, d. h. im Einklange mit denselben Lebensbedingungen denselben Habitus angenommen (Beisp.: *Nymphaeaceae*). In der Regel weichen die verschiedenen Mitglieder einer Familie stark voneinander ab, sowohl in den Gestalten als in den Anforderungen an die Lebensbedingungen. Anderseits können Arten aus systematisch sehr verschiedenen Familien einander in den Formenverhältnissen des Ernährungsprozesses höchst auffallend ähnlich sein. Ein gutes Beispiel für solche »biologischen« Charaktere bieten die Kakteen, die kaktusähnlichen Euphorbien und die kaktusähnlichen Stapelien; sie liefern ein vortreffliches Beispiel für eine gemeinsame, sehr kennzeichnende Lebensform, die besonders deutlich an bestimmte Lebensbedingungen angepasst ist und bei drei systematisch weit getrennten Familien auftritt.

Was ich hier Lebensform nenne, entspricht ungefähr dem Begriffe Vegetationsform einiger Pflanzengeographen, an dessen Begründung ich jedoch strengere wissenschaftliche Anforderungen stelle. Der Ausdruck ist von Grisebach eingeführt worden und wird in der Litteratur oft gebraucht, so daß wir untersuchen müssen, was damit gemeint sei. Zu derselben Vegetationsform werden alle die Arten gerechnet, die in Ausstattung und in Physiognomie gleich oder doch sehr übereinstimmend sind, mögen sie nahe verwandt oder systematisch weit voneinander entfernt sein. Diese Ausstattung spricht sich nicht nur in dem Äußeren aus (Formen des Laubsprosses, der Laubblätter etc.), sondern auch in biologischen Erscheinungen (Laubfall, Lebensdauer u. v. a.). Es sind die Vegetationsorgane, besonders der Laubsproß, worum es sich hier handelt, wäh-

rend in der Systematik der Blütensproß von entscheidender Bedeutung ist. Jener passt sich an die Ernährungsbedingungen an, dieser folgt anderen Gesetzen, anderen Rücksichten. In der Morphologie und der Anatomie des Laubsprosses sprechen sich der Charakter des Klimas und andere Ernährungsbedingungen aus; aber der Blütensproß besonders wird vom Klima wenig oder gar nicht beeinflusst, sondern bewahrt das Gepräge des systematischen Ursprunges in höherem Grade.

Eine Betrachtung der im Laufe der Zeit aufgestellten Übersichten (bisweilen sogar »Systeme« genannt) über die Vegetationsformen wird diesen Begriff weiter erläutern.

Humboldt (I) war der erste, der die Bedeutung der Pflanzen-Physiognomie namentlich für die Landschaft hervorhob: »Sechszehn Pflanzenformen bestimmen hauptsächlich die Physiognomie der Natur«. Er behandelt folgende 19 Formen näher: die der Palmen, Bananen, Malvaceen und Bombaceen, Mimosen, Ericeen, die Kaktusform, die Orchideenform, die Casuarinen, Nadelhölzer, Pothosgewächse (Araceen), Lianen, Aloegewächse, die Grasform, die Form der Farne, die Liliengewächse, die Weidenform, die Myrtengewächse, die Melastomen- und die Lorbeerform. — Dieses ist natürlich nur eine oberflächliche Unterscheidung physiognomischer Typen; jeder, der etwas Pflanzenkenntnis hat, wird leicht sehen, daß jede dieser »Formen« in Wirklichkeit große Lebensverschiedenheiten umfasst. Ein rein physiognomisches System hat keine wissenschaftliche Bedeutung: erst wenn die Physiognomie physiologisch und ökologisch begründet wird, erhält sie eine solche.

Den nächsten wichtigen Versuch machte Grisebach (I). Er stellte 56, später 60 »Vegetationsformen« auf, die in ein physiognomisches »System« geordnet sind, und suchte nachzuweisen, daß es eine Verbindung zwischen der äußeren Form und den Lebensbedingungen, namentlich den klimatischen Bedingungen gäbe; ein physiognomischer Typus ist für ihn zugleich großenteils ein ökologischer. Indessen bleibt er meistens an dem Physiognomischen hängen und kommt zu solchen Kleinlichkeiten, wie, die Lorbeerform mit starrem, immergrünem, ungeteiltem, breitem Blatte von der Olivenform mit starrem, immergrünem, ungeteiltem, schmalem Blatte, oder die Lianenform mit netznervigen Blättern von der Rotangform mit parallelnervigen zu trennen; anderseits hat er mit diesen 60 Formen selbstverständlich keineswegs alle Lebensformen gekennzeichnet, sondern,

wie er selbst sagt, nur die, die zur Kennzeichnung von Ländern und Klimaten dienen können, weil sie gesellig auftreten. Ferner zog er den anatomischen Bau gar nicht in Betracht und hatte für das wirklich Epharmonische wohl nicht Blick genug (vgl. im übrigen Reiter).

Reiter ist der letzte, der den Gegenstand (1885) eingehend behandelt hat. Er hat einen gesunden Blick für ihn und betont den inneren Bau, die besondere Betrachtung der wirklichen Anpassungsmerkmale und die Berücksichtigung aller bei einem eigentümlichen Leben und einer besonderen Ausstattung auftretenden Typen, nicht nur die Berücksichtigung der in Menge auftretenden. Aber auch sein »System« muß verbessert werden können.

Wie die Arten die Einheiten sind, womit die systematische Botanik rechnet, so sind die Lebensformen (Vegetationsformen) die Einheiten, die in der ökologischen Pflanzengeographie die größte Rolle spielen. Es hat daher eine gewisse praktische Bedeutung, ob man eine begrenzte Anzahl leicht aufstellen und benennen könne, wobei die leitenden Grundsätze zunächst ökologische Rücksichten sein müssen. Die systematisch-morphologischen Rücksichten spielen keine Rolle; ein periodisch laubwechselnder Baum z. B. ist ein ökologischer Typus, worin viele verschiedene Blattformen Platz finden, die biologisch mehr oder weniger, teilweise sogar ganz, unerklärt dastehen und ökologisch eine untergeordnete Rolle spielen. Aber welche biologischen Grundsätze die wichtigsten seien und daher die erste Grundlage für ein ökologisches System der Lebensformen bilden müßten, ist eine schwierige, durchaus nicht hinreichend durchgearbeitete Frage. Es kann nicht genug hervorgehoben werden, daß der größte Fortschritt nicht nur für die Biologie im weiteren Sinne, sondern auch für die ökologische Geographie der sein wird, die verschiedenen Lebensformen ökologisch zu erklären: ein Ziel, wovon man noch weit entfernt ist. Unter den verschiedenen, später behandelten Vereinsklassen werden sie übrigens teilweise gekennzeichnet werden.

3. Kap. Die Pflanzenvereine.

Die letzte Aufgabe der ökologischen Pflanzengeographie ist, die in der Natur vorkommenden Vereine zu untersuchen, die meist viele Arten mit äußerst verschiedener Lebensform enthalten.

Gewisse Arten schließen sich zu natürlichen Vereinen zusammen, d. h. zu solchen Vereinigungen, die uns mit derselben Zusammensetzung von Lebensformen und mit demselben Äußeren begegnen. Beispiele für Pflanzenvereine sind eine Wiese in Dänemark oder in Norddeutschland mit allen ihren Gräsern und Stauden, oder ein Buchenwald auf Seeland oder in Jütland, der von der Rotbuche und allen Arten, die sie zu begleiten pflegen, gebildet wird. Arten, die einen Verein bilden, müssen entweder dieselbe Haushaltung führen, ungefähr dieselben Anforderungen an die Natur des Standortes (Nahrung, Licht, Feuchtigkeit etc.) stellen, oder die eine Art muß in ihrem Leben so von der anderen abhängen, daß sie bei dieser findet, was ihr nützt, vielleicht sogar am besten dienlich ist (Beisp.: *Oxalis Acetosella* und zahllose Saprophyten im Schatten der Buchen und auf deren humosem Waldboden); es muß eine Art Symbiose oder Syntrophie zwischen diesen Arten herrschen.

Die ökologische Pflanzengeographie soll darüber Rechenschaft ablegen, welche natürlichen Vereine vorkommen, welche Haushaltung sie kennzeichnet und weshalb Arten mit verschiedener Haushaltung so eng verknüpft sein können, wie es oft der Fall ist. Sie muß also das Verständnis der physikalischen u. a. Eigentümlichkeiten der Standorte zur Grundlage haben, weshalb in dem 1. Abschnitt eine kurze Anleitung dazu gegeben wird.

Die ökologische Analyse eines Pflanzenvereines führt zur Unterscheidung der ihn zusammensetzenden Lebensformen als seiner letzten Glieder. Aus dem vorhin über die Lebensformen gesagten geht hervor, daß sich Arten mit sehr verschiedener Physiognomie sehr wohl in demselben natürlichen Vereine zusammenfinden können. Da außerdem, wie angeführt, nicht nur Arten, die eine ganz verschiedene Physiognomie haben, sondern auch eine ganz verschiedene Haushaltung führen, verbunden sein können, so müssen wir erwarten, sowohl einen großen Formenreichtum als verwickelte Wechselverhältnisse zwischen den Arten eines natürlichen Vereines finden zu können; man erinnere sich z. B. an die reichste aller Vereinsformen, an den tropischen Regenwald.

Ferner ist es leicht verständlich, daß man dieselbe Vereinsform in sehr verschiedenen Ländern, aber mit einem ganz verschiedenen floristischen Inhalte wiederfinden kann. Wiesen in Nordamerika und in Europa, oder der tropische Wald in Afrika und der

in Ostindien können dieselbe Totalphysiognomie, denselben Inhalt von Lebensformen zeigen und dieselbe natürliche Vereinsform sein, sind aber natürlich in den Arten äußerst verschieden, womit kleinere physiognomische Formenunterschiede einhergehen.

Es muß hinzugefügt werden, daß die verschiedenen Vereine selbstverständlich fast nie einander scharf abgegrenzt gegenüber stehen. Wie es in Boden, Feuchtigkeit u. a. Lebensbedingungen die allmählichsten Uebergänge giebt, so giebt es auch solche zwischen den Pflanzenvereinen. Hierzu kommt, daß viele Arten in sehr verschiedenen Vereinen auftreten, *Linnaea borealis* z. B. wächst nicht nur in Nadelwäldern, sondern auch in Birkenwäldern, sogar hoch über der Baumgrenze in Norwegen (Blytt), oder auf den Felsenfluren von Grönland (Warming). Es scheint, dass verschiedene Kombinationen von Faktoren einander ersetzen und ungefähr dieselben Vereine hervorbringen können, oder jedenfalls derselben Art in gleich hohem Grade zusagen.

Es ist einleuchtend, daß alle diese Umstände sehr große Schwierigkeiten für die richtige wissenschaftliche Auffasung, die Begrenzung, die Kennzeichnung und die Systematik der Pflanzenvereine mit sich führen, besonders auf dem gegenwärtigen Standpunkt unserer Kenntnisse, wo wir die Lebensformen und die Vereinsformen gerade erst zu erforschen begonnen haben, wo unendlich viel unbekannt ist. Eine andere Schwierigkeit ist, für die mehr oder weniger umfassenden, über- oder untergeordneten Pflanzenvereine, die auf der Erde vorkommen und den Landschaften ganz verschiedene Physiognomieen verleihen, treffende Namen zu finden und die Bedeutung der floristischen Unterschiede richtig zu würdigen.

Ein oft gebrauchter Ausdruck ist »Formation«. Hult stellte in seinen vorzüglichen Arbeiten über die Pflanzengeographie Finnlands (namentlich I und III) etwa ein halbes Hundert »Formationen« für das nördliche Finnland auf; er hat z. B. eine *Empetrum*-Formation, eine *Phyllodoce*-F., eine *Azalea*-F., eine *Betula nana*-F., eine *Juncus trifidus*-F., eine *Carex rupestris*-F., eine *Nardus*-F., eine *Scirpus caespitosus*-F. etc. Ähnlich teilte Kjellman (I) die Algenvegetation in sehr viele, nach den vorherrschenden Arten benannte »Formationen«, und denselben Gebrauch des Namens machten z. B. Stebler und Schröter, als sie die verschiedenen Typen der Schweizer Wiesen aufstellten.

Ähnlich muß man bei uns zwischen Buchenwald, Eichenwald, Birkenwald u. a. Laubwäldern, zwischen *Calluna*-Heide, *Empetrum*-Heide, *Erica*-Heide, oder im Süßwasser zwischen *Scirpus lacuster*-Formation, *Phragmites*-F., *Equisetum limosum*-F. u. a. »Formationen« unterscheiden.

Dieses führt jedoch zu einer Zerspaltung der Vegetation nach den lokal herrschenden Arten, wodurch die Übersicht und das Gesamtbild leicht verloren gehen und wobei Vereine mit derselben Haushaltung, also natürlich zusammengehörige, nicht als solche erkannt werden. Die *Empetrum*-, die *Azalea*- und die *Phyllodoce*-Formation sind ökologisch wesentlich gleich und können als Glieder eines größeren natürlichen Vereines, der Zwergstrauchheide, betrachtet werden; die *Scirpus*-F. und die *Phragmites*-F. sind gleichfalls Glieder eines Vereines, und oft beruht es offenbar auf reinem Zufalle, wie weit die eine oder die andere dieser »Formationen« an einer gegebenen Stelle herrscht. Drude (VI) nennt diese kleinen Vereine »Bestände«, und setzt andere zu ihnen als »Vegetationsformationen«, kurz »Formationen« genannt, in Gegensatz. Selbstverständlich spielen sie in der Vegetation eine Rolle und müssen bei der ins einzelne gehenden Schilderung der Vegetation eines bestimmten Gebietes unterschieden werden. Diese besonderen Vereine werden gewiß am besten als Bestände bezeichnet, und es wird praktisch sein, sie, wie es z. B. Hult that, mit der Endung etum zu benennen: Ericetum, Callunetum, Pinetum, Fagetum etc.

Der Ausdruck »Formation« oder »Vegetationsformation« hat indessen bei anderen Autoren einen weiteren Umfang. Er wurde von Grisebach 1838 als »pflanzengeographische Formation« eingeführt, später in »Vegetationsformation« verändert. Er schreibt (Linnaea XII; Ges. Abh. S. 2): »Ich möchte eine Gruppe von Pflanzen, die einen abgeschlossenen physiognomischen Charakter trägt, wie eine Wiese, ein Wald etc., eine pflanzengeographische Formation nennen. Sie wird bald durch eine einzige gesellige Art, bald durch einen Komplex von vorherrschenden Arten derselben Familie charakterisiert, bald zeigt sie ein Aggregat von Arten, die, mannigfaltig in ihrer Organisation, doch eine gemeinsame Eigentümlichkeit haben, wie die Alpentriften fast nur aus perennierenden Kräutern bestehen.« In diesem weiteren Sinne scheint der Begriff auch von Drude (V, VI, VIII), Günther Beck (der sich jedoch dem

Hultschen engeren Sinne nähert und den Ausdruck »Pflanzenformation« gebraucht), Kerner (III), Warming (V) u. a. am ehesten angewandt zu sein.

Wegen dieser verschiedenen und teilweise etwas unklaren Anwendung des Wortes »Formation« wird es in diesem Werke nicht benutzt werden; es scheint auch überflüssig zu sein und wird meistens ohne weiteres durch das Wort Vegetation ersetzt werden können.

Eine Aufgabe der ökologischen Pflanzengeographie ist, die oft vielen, verschiedenen Pflanzenvereine, die ungefähr dieselbe Haushaltung führen (z. B. einen Teil der Schweizer Wiesen von Stebler und Schröter und andere Wiesen) zu einer Gruppe zu vereinigen, die als Vereinsklasse*) bezeichnet sei. Eine andere Aufgabe ist, die verschiedene Ökonomie aller Vereinsklassen zu erforschen, wobei die floristischen Unterschiede nur insoweit zu berücksichtigen sind, als bei den einzelnen Vereinsklassen Beispiele angeführt werden. So ist die Aufgabe der vorliegenden Arbeit gestellt worden. Die verschiedenen Klassen natürlich und gleichwertig zu begrenzen ist jedoch, wie angedeutet, auf dem gegenwärtigen Standpunkte der Wissenschaft eine unlösbare Aufgabe, besonders wenn man die Vegetation der ganzen Erde behandeln will; hierin und in anderen Hinsichten muß die Zukunft Klarheit bringen.

4. Kap. Übersicht über den Inhalt des Folgenden.

Die ökologische Pflanzengeographie muß folgendes behandeln:

1. Die Faktoren der Außenwelt, die in der Haushaltung der Pflanzen eine Rolle spielen, und die Wirkungen dieser Faktoren auf die äußeren und die inneren Formen der Pflanzen, auf die Lebensdauer und andere biologische Verhältnisse, sowie auf die topographische Begrenzung der Arten.

2. Gruppierung und Kennzeichnung der auf der Erdoberfläche vorkommenden Vereinsklassen.

3. Die Kämpfe zwischen den Vereinen.

Der eigentlichen Geographie hingegen kommt es zu, die Arten und die Verteilung der Vereine in den verschiedenen Erdgegenden nachzuweisen.

*) Der von Drude (VIII) angewandte Ausdruck »Klassen von Vegetationsformationen« hat einen weiteren Sinn.

Die Faktoren und ihre Wirkungen werden im 1. Abschnitte behandelt werden. Die verschiedenen Faktoren müssen jeder für sich behandelt werden, obgleich dieses ein Übelstand ist, teils weil sie nie einzeln, sondern meist zu vielen vereint wirken, teils weil wir keineswegs überall darüber im klaren sind, was dem einen oder was dem anderen zuzuschreiben sei. Man kann sie mit Schouw in unmittelbar und in mittelbar wirkende Faktoren einteilen.

Zu den unmittelbar wirkenden Faktoren gehören:

a) geographische Faktoren. Drude nennt so die in großer Ausdehnung wirkenden Faktoren, weil sie an den Umlauf der Erde um die Sonne und an die geographische Breite gebunden sind: Zusammensetzung der Luft, Licht, Wärme, Niederschläge und Luftfeuchtigkeit, Luftbewegungen.

b) topographische, die innerhalb eines kleineren Rahmens, mehr örtlich, wirken, z. B. die chemische und die physikalische Natur des Bodens.

Im ersten Abschnitte wird die Einteilung folgende sein:

Atmosphärische Faktoren, die ungefähr Drudes »geographisch wirkende« umfassen und in den Kap. 1—5 behandelt werden: 1) Die Zusammensetzung der Luft, 2) Licht, 3) Wärme, 4) Niederschläge und Luftfeuchtigkeit, 5) Luftbewegungen.

Terrestrische Faktoren, die in den Kap. 6—14 behandelt werden: 6) Die Beschaffenheit des Nährbodens, ferner 7) der Bau, 8) die Luft, 9) das Wasser, 10) die Wärme, 11) die Mächtigkeit, 12) die Nahrung und 13) die Arten des Bodens, 14) die Frage nach seinem chemischen und seinem physikalischen Einflusse.

Mittelbar wirkende Faktoren sind:

Das Relief der Erdoberfläche, die Gestaltung der Länder und der Meere, die Höhe über dem Meere, die geographische Breite sowie andere eingreifende und modifizierende Faktoren. Die Kap. 15—18 behandeln: 15) Die Wirkungen einer leblosen Decke über der Vegetation, 16) die Wirkungen einer lebenden Decke, 17) die Arbeit der Tiere und der Pflanzen im Boden, 18) einige orographische u. a. Verhältnisse.

Näheres hierüber wird man bei Sachsse, Dehérain, Vallot, Ramann, Drude u. a. finden.

Erster Abschnitt.

Die ökologischen Faktoren und ihre Wirkungen.

1. Kap. Die Zusammensetzung der Luft.

Indem wir vorläufig von der sehr wechselnden Feuchtigkeitsmenge der Luft sowie von den verschiedenen Niederschlägen absehen, haben wir hier nur die Gase zu behandeln und zwar namentlich die beiden, die in dem Pflanzenleben eine größere Rolle spielen, Sauerstoff und Kohlensäure. Obgleich die relative Menge beider, besonders die der Kohlensäure, je nach Ort und Zeit verschieden ist, scheinen diese Unterschiede doch für die Verteilung und die Form der Vegetation ganz unwesentlich zu sein, weil diese Gase in verhältnismäßig unbegrenzter Menge überall vorkommen. Sogar die Luft in den Wäldern stimmt mit der außerhalb der Wälder wesentlich überein. Wagner hat die Ansicht ausgesprochen, daß, da die Dichte der Luft mit der Höhe über dem Meere abnimmt, die Luft in den Hochgebirgen relativ weniger Kohlensäure als tiefer unten enthielte; und er meint, daß die Pflanzen der Hochgebirge deshalb einen loseren Blattbau und dadurch einen kräftigeren Assimilationsapparat erhalten hätten, um den geringeren Kohlensäurezutritt aufzuwiegen. Es ist jedoch sehr zweifelhaft, ob dieses richtig sei. Die Kohlensäuremenge in den höheren Luftschichten ist noch sehr strittig; während sie nach einigen mit zunehmender Höhe über dem Meere abnimmt, fanden andere sie (z. B. auf dem Pic du Midi) gleich der Menge an der Meeresoberfläche; die von Nansen aus den inneren Hochländern Grönlands (ca. 2700 m) entnommenen Proben zeigten eine ebenso große oder eine etwas größere Menge als in niedrigerem Niveau (A. Palmquist). Ferner sei darauf hingewiesen, daß Polarpflanzen aus dem Tieflande ganz denselben Bau zu haben scheinen, wie die Hochgebirgspflanzen (F. Börgesen, Th. Holm, I).

Von anderen Bestandteilen der Atmosphäre wirken, außer den an die Menschenvereine gebundenen Kohlenteilchen und den aus Fabriken und Vulkanen stammenden Ausdünstungen, wesentlich nur Salzteilchen in der Luft der Meeresküsten auf die Pflanzen.

2. Kap. Licht.

Die Bedeutung des Lichtes für die Vegetation ist sehr groß; es ist ein ausgeprägter geographischer Faktor, dessen Stärke nach Jahreszeit, geographischer Breite und Höhe über dem Meere verschieden ist. Es ist für die Lebensformen und die Vereine nicht minder wichtig als für deren lokale Verteilung. Nach Wiesner hat das direkte Sonnenlicht (außer in den polaren und den alpinen Gegenden) weniger Bedeutung als das zerstreute Licht. Die Veränderungen der Lichtstärke und der Beleuchtungsdauer haben einen wesentlichen Einfluß.

Das Licht hat Bedeutung: 1) Für die Ernährung. Ohne Licht keine Kohlensäure-Assimilation, kein Leben auf der Erde. Von einem gewissen (nach den Arten verschiedenen) Minimum ab wächst die Assimilation mit wachsender Lichtstärke, bis ein Optimum erreicht wird. Zu starkes Licht wirkt schädlich. 2) Für die Transpiration, indem ein Teil der Lichtstrahlen in der Pflanze in Wärme umgesetzt wird, die die Transpiration befördert. Auch hier muß sicher ein gewisses Optimum angenommen werden, dessen Lage gleichfalls nach den Arten verschieden ist. Gegen zu starke Verdunstung richtet sich die Pflanze in verschiedener Weise ein. Das Licht hat ferner für das Wachstum, die Bewegungserscheinungen und im ganzen fast für alle Lebensprozesse Bedeutung.

Bedeutung des Lichtes für die Verteilung der Pflanzen. Von der Erdoberfläche, im großen betrachtet, ist kaum ein Teil wegen unzureichenden Lichtes davon ausgeschlossen, Pflanzen zu tragen; denn obgleich das Licht zu gewissen Jahreszeiten zu schwach sein kann (z. B. in der Polarnacht), wird es zu anderen Zeiten stark genug sein, um Leben hervorzurufen. Gehen wir jedoch in die Tiefe, sowohl in der Erde als im Wasser, so hört das ans Licht gebundene Leben bald auf, und nur einige der am niedrigsten stehenden Pflanzen gehen tief hinab.

Für die Verteilung der Arten und für den Individuenreichtum der Vereine hat die Lichtstärke eine große Bedeutung. Bei ungenügender Beleuchtung gedeihen die Pflanzen schlecht, verkümmern oder sterben. Bekannt ist der Unterschied zwischen Licht- und Schattenpflanzen, z. B. in Wäldern. In den Polarländern ruft sicher besonders die Beschaffenheit der Wolkendecke (die An-

zahl der Sonnentage und die Häufigkeit von Wolken und Nebeln) den von vielen Reisenden erwähnten Gegensatz zwischen der reichen Flora und Vegetation im Inneren der Fjorde und der dürftigen draußen an den äußersten Küsten sowie auf den Inseln des Schärengebietes hervor (vgl. z. B. Nathorst über Spitzbergen, Hartz über Ostgrönland).

Daß Lichtstärke und Lichtfarbe bei der Verteilung der Wasserpflanzen in der Tiefe eine Rolle spielen, wird bei der Hydrophytenvegetation behandelt werden.

Die Entwicklung der Pflanzen hängt nicht nur von der Lichtstärke, sondern auch von der Länge der Zeit ab, in der sie beleuchtet werden. Wenn sich die Gerste in Finnland oder im nördlichen Norwegen in 89 Tagen, von dem Tage der Aussaat gerechnet, zur Reife entwickeln kann, aber in Schonen zu derselben Arbeit 100 Tage braucht, trotz der höheren Wärme und des stärkeren Lichtes, so muß der Grund teilweise der sein, daß dort die lange Beleuchtung die Stoffbildung befördert. Die periodischen Lebensäußerungen der Pflanze treten im Norden im Sommer wegen der längeren Beleuchtungszeit viel schneller ein, als im Frühjahr. Nach Arnell vergehen, damit das Blühen der Pflanzen von Schonen aus einen Breitegrad nördlich fortschreite, im April 4,3 Tage, im Mai 2,3 Tage, im Juni 1,5 und im Juli 0,5 Tage.

Belaubung und Blühen hängen von der Lichtstärke ab. Die gegen die Lichtquelle gewandte Seite eines Baumes belaubt sich oft vor der abgewandten: man kann sich brasilianische *Ficus*-Bäume auf der Nordseite belauben sehen, während die Südseite noch blattlos ist (Warming, VIII); die Rasen von *Silene acaulis* sind in den arktischen Ländern oft auf der Südseite mit Blüten geschmückt, die zugleich südlich gerichtet sind, während die Nordseite blütenlos ist (Rosenvinge, Stefánsson).

Die Pflanzenformen werden von der Lichtstärke und der Lichtrichtung in hohem Grade beeinflusst.

Die Wirkungen des zu schwachen Lichtes sieht man nicht nur bei den Erscheinungen des Etiolements, die am ehesten Krankheitszustände sind, sondern auch bei den gesunden, normalen Individuen. Hierfür können die Waldbäume vorzügliche Beispiele liefern.

Erstens hängt die Lebenszeit der Zweige teilweise von der Lichtstärke ab. Der Schatten der jüngeren Zweige behindert die

Assimilationsarbeit in den Blättern der älteren, sowie die Entwicklung von deren Knospen und tötet sie endlich, wonach die spröden Zweige infolge von Stürmen und ihrer Schwere zuletzt abbrechen; wegen jener Behinderung sind Bäume und Sträucher in ihrem Inneren blattlos. Eine freistehende Tanne ist kegelförmig und trägt von oben bis unten Äste, während die in einem dichten Walde stehende wegen des Beleuchtungsunterschiedes nur eine kleine grüne Krone hat und im übrigen astlos oder mit blattlosen, toten Ästen bedeckt ist; freistehende Laubbäume, wie Rotbuche, Eiche u. a., haben eine volle eiförmige Krone, aber die in dichtem Bestande wachsenden eine kleine Krone mit aufwärts gerichteten Ästen (vgl. Vaupells Figuren, III).

Zweitens spielt das Verhältnis zum Lichte bei den Kämpfen der Bäume untereinander eine wichtige Rolle, wenn sie in Gesellschaft wachsen. Die Waldbäume können in solche eingeteilt werden, die viel Licht fordern und nur wenig Schatten ertragen (Lichtbäume) und in solche, die sich umgekehrt mit weniger Licht begnügen und mehr Schatten ertragen können (Schattenbäume). Die Gründe für diese Verschiedenheiten müssen zunächst in spezifischen Eigentümlichkeiten des Chlorophylls gesucht werden, dann in der verschiedenen Architektonik der Arten (Sproßbau, Blattstellung, Blattform). Ordnet man unsere gewöhnlichsten Waldbäume nach dem Lichtbedürfnis, das sie zeigen, wenn sie als gleichaltrige Bäume miteinander kämpfen, und stellt man die, die am meisten Licht bedürfen, voran, so erhält man ungefähr folgende Reihen:

1. Lärche, Birke, Zitterpappel, Schwarzerle.
2. *Pinus silvestris, P. Strobus,* Esche, Eiche, Ulme, *Acer Pseudoplatanus.*
3. *Pinus montana* Mill., Rottanne, Linde, Weißbuche, Rotbuche, Weißtanne.

Bemerkenswert und biologisch wichtig ist es, daß fast alle Bäume in ihrer ersten Jugend mehr Schatten ertragen können als später. Ferner sei bemerkt, daß die Fähigkeit, Schatten zu ertragen, von der Fruchtbarkeit des Bodens beeinflusst wird.

Unterschied zwischen Sonnen- und Schattenpflanzen. Zwischen sonnenliebenden und schattenliebenden (helio-

philen und heliophoben) Pflanzen bestehen große Unterschiede, sowohl in der äußeren Form als im anatomischen Bau.

Starkes Licht hemmt das Wachstum des Sprosses; daher sind die Sonnenpflanzen oft kurzgliedrig und kompakt, die Schattenpflanzen gestrecktgliedrig; die Waldbodenarten sind meist hohe und langstengelige Arten. Die Blätter der Sonnenpflanzen sind oft klein, schmal, linealisch oder von ähnlicher Form, aber die der Schattenpflanzen unter denselben Verhältnissen groß und breit, sowie im Verhältnis zur Breite relativ länger; die Blätter von *Maianthemum bifolium* sollen in der Sonne kaum 1/3 der Größe erreichen, die sie im Schatten erlangen.

Nach Martins, Bonnier und Flahault, Schuebeler u. a. werden die Blätter vieler Arten in nördlichen Gegenden größer als unter geringerer Breite, und dieses ist vermutlich der langen Dauer des schwächeren Lichtes zuzuschreiben.

Die Blätter der Sonnenpflanzen sind oft gefaltet (Gräser, Palmen, *Pandanus* u. a.), oder kraus und buckelig, während die der Schattenpflanzen flach und glatt sind; die trocknen und heißen Gegenden Westindiens bieten hierfür viele Beispiele (vgl. auch Johow, I).

Die Richtung der Blätter ist verschieden. Die Blätter können durch kleine Unterschiede der Beleuchtung beeinflusst werden und danach die besten Richtungsverhältnisse wählen. Die Blätter der Lichtpflanzen stehen oft steil aufwärts oder sogar fast senkrecht (z. B. *Lactuca Scariola* an sonnigen Stellen und andere Kompaßpflanzen; Stahl, IV), oder sie hängen hinab, namentlich in der Jugend (*Mangifera Indica* u. a. Tropenpflanzen), während die der Schattenpflanzen wagerecht ausgebreitet sind, was wir z. B. bei den Dikotylen unserer Buchenwälder sehen. Bei den Sonnenpflanzen treffen die Sonnenstrahlen auf die Blätter unter spitzen Winkeln und kommen daher nicht zur vollen Wirkung, während das gedämpfte Licht der Wälder die Blätter der Schattenpflanzen unter rechten Winkeln trifft. Oft wird bei den dikotylen Schattenpflanzen Blattmosaik (Kerner) gebildet, indem sich große und kleine Blätter, ihre Zwischenräume ausnutzend, zusammenfügen (*Fagus*, *Trientalis*, *Mercurialis*, *Trapa* etc.). Bei Pflanzen mit nadelförmigen und linealischen Blättern, wie *Juniperus* und *Calluna*, besteht ein großer Unterschied zwischen Sonnen- und Schattenpflanzen: jene haben aufrechte und angedrückte, diese haben abstehende Blätter; jene haben

bleibende Profilstellung, diese haben Flächenstellung; diese Stellungsverhältnisse müssen sie als junge, noch wachsende Pflanzen erwerben. Hier sei auch an die photometrischen Bewegungen erinnert, die die Blätter vieler Pflanzen bei Lichtwechsel zeigen: in starkem Licht erhalten die Blätter Profilstellung, in schwächerem Flächenstellung (vgl. 4. Abschn., 2. Kap.).

Der anatomische Blattbau ist bei Sonnen- und Schattenblättern nicht wenig verschieden. Die Sonnenblätter sind oft isolateral, wenn sie nämlich steil aufrechte Stellung haben, so daß sie auf beiden Seiten stark beleuchtet werden; Schattenblätter sind durchgehends dorsiventral (Heinricher, I). Die Sonnenblätter haben ein hohes Palissadengewebe, indem entweder die Palissadenzellen selbst hoch sind, oder indem es mehrschichtig ist, oder indem beide Verhältnisse auftreten; die Schattenblätter haben ein niedrigeres Palissadengewebe (blattarme oder blattlose Stengel haben gleichfalls ein hohes Palissadengewebe rings um den Stengel). Umgekehrt ist das Schwammparenchym in den Schattenblättern relativ mächtiger als in den Sonnenblättern. Die Sonnenblätter sind dicker als die Schattenblätter; die ausgeprägtesten Schattenblätterpflanzen haben in ihren Blättern nur eine Zellschicht *(Hymenophyllaceae)*. Das Sonnenblatt hat zwischen den Zellen enge, das Schattenblatt große Lufträume. Die Sonnenblätter atmen intensiver als die Schattenblätter derselben Art (Lamarlière, A. Mayer) und assimilieren stärker.

Die Epidermis ist beim Sonnenblatt dick, hat meist kein Chlorophyll (jedenfalls auf der Blattoberseite; Stöhr), ist bisweilen durch Querteilung zu einem mehrschichtigen Wassergewebe umgebildet (*Ficus elastica* u. v. a. Tropenpflanzen), und ihre Kutikula oder ihre Kutikularschichten sind dick. Die Epidermis des Schattenblattes ist dünn, einschichtig, führt bisweilen Chlorophyll, und ihre Kutikula ist dünn. Das Sonnenblatt ist daher oft stark glänzend, reflektiert viel Licht, wofür besonders die Tropen viele Beispiele aufweisen; das Schattenblatt ist glanzlos und welkt weit leichter als das Sonnenblatt, wenn es sehr trockner Luft ausgesetzt wird. Die Epidermiszellen haben bei den Sonnenblättern minder wellige Seitenwände als bei den Schattenblättern, minder wellige auf der Oberseite als auf der Unterseite eines Blattes. Spaltöffnungen finden sich gewöhnlich nur auf der Unterseite von dorsiventralen Sonnen-

blättern, oder hier zahlreicher als auf der Oberseite (Ausnahme gewisse Alpenpflanzen), und sind oft unter das Niveau der Oberfläche eingesenkt; beim Schattenblatt liegen sie auf beiden Seiten, im ganzen wohl auf der Unterseite zahlreicher, und im Niveau oder über dem Niveau der Oberfläche.

Verholzte Teile sind bei Sonnenpflanzen viel allgemeiner als bei Schattenpflanzen, z. B. ist Dornbildung häufiger. Die Sonnenblätter sind teils deshalb, teils wegen der Dicke, teils wegen der Beschaffenheit der Epidermis oft steif und lederartig; die Schattenblätter sind dünn und, wenn groß, schlaff (viele unserer Waldbodenpflanzen, z. B. *Corydalis-* und *Circaea*-Arten, *Lactuca muralis, Oxalis Acetosella*, viele Farne, in den Tropen besonders Hymenophyllaceae, Moose u. a.).

Die Behaarung ist verschieden. Die Sonnenblätter haben oft eine dicke Bekleidung von Deckhaaren, sind graufilzig, silberglänzend oder in anderer Weise behaart, besonders auf der Unterseite (viele Felsen-, Heiden- und Steppenpflanzen); die Schattenblätter sind durchgehends weit kahler, oft ganz kahl.

In der Empfindlichkeit des Chlorophylls gegen das Licht bestehen wahrscheinlich große Unterschiede, indem das der Schattenblätter mutmaßlich empfindlicher ist, als das der Sonnenpflanzen, und daher das schwächere Licht besser ausnutzen kann; hiermit stimmt gut überein, dass der Alkoholauszug des Chlorophylls von Farnblättern im Lichte sehr leicht gebleicht wird (Gautier).

Ueber die Bedeutung des Lichtes für die Färbung der Pflanzen kann außer seiner Rolle bei der Chlorophyllbildung angeführt werden, daß es auch die Bildung von rotem Zellsaft (Anthocyan) hervorrufen zu können scheint: kahle Pflanzenteile, die dem Lichte ausgesetzt sind, erhalten nicht selten rotgefärbte Epidermiszellen, was vermutlich dem darunter liegenden Protoplasma und Chlorophyll zum Schutze dient (viele junge Sprosse, Keimpflanzen, Hochgebirgspflanzen u. a., von denen letztere jedoch nach Wille vielleicht auch infolge der Einwirkung der Kälte gefärbt werden). Ferner wird angeführt, daß die Farben von Blättern, Blüten und Früchten unter hohen Breiten tiefer werden (Bonnier und Flahault, Schuebeler u. a.), was der fast ununterbrochenen Beleuchtung zugeschrieben werden müßte.

Die im vorhergehenden behandelten Verhältnisse werden in den

folgenden Abschnitten, namentlich im vierten (über die Xerophyten) näher behandelt werden.

Daß das Licht für die äußeren und die inneren Formenverhältnisse der Pflanzen eine große Bedeutung hat, ist also sicher. Dieses geht, außer aus dem hier in allgemeinen Zügen angeführten, auch daraus hervor, daß viele (vielleicht die meisten) Pflanzen ihren anatomischen Bau, besonders den der Blätter, nach der Stärke der Beleuchtung einrichten können (»plastische« Blätter). Ein Buchenblatt in der Sonne z. B. ist anders gebaut als ein Buchenblatt im Schatten (Stahl). Die Lagerung und die Wanderungen der Chlorophyllkörner in den Zellen und deshalb auch die Farbe der Pflanzenblätter hängen vom Lichte ab (Stahl, Sachs u. a.): das stärkere Licht ruft ein helleres Blatt, das schwächere ein dunkler grünes hervor. Fragt man jedoch nach dem eingehenden physiologischen Verständnis der Wirkungen des Lichtes, so sind wir über das wie und weshalb noch vollständig im unklaren. Einige meinen, daß es das Licht selbst sei, welches nach seiner Stärke die erwähnten Unterschiede im Bau des Chlorophyllgewebes hervorrufe, können aber nicht sagen, wie das Licht wirke (Stahl, Pick, Mer, Dufour u. a.); andere schließen sich dem Gedanken an, daß die durch vermehrtes Licht vermehrte Transpiration der Grund sei (Areschoug, Vesque und Viet, Kohl, Lesage); wieder andere sind geneigt, auf die durch stärkeres Licht hervorgerufene stärkere Assimilation ein Hauptgewicht zu legen (Wagner, Mer, vgl. auch Eberdt). Haberlandt hat eine Hypothese über die Abhängigkeit des Baues von der Stoffbildung und von der Richtung der Stoffwanderung aufgestellt; das Chlorophyllgewebe soll nach zwei Grundsätzen gebaut sein: Vergrößerung der Oberfläche, damit die Assimilation gefördert werde, und Ableitung der Stoffe auf dem kürzesten Wege; diese Hypothese enthält vielleicht etwas Richtiges, kann jedoch z. B. durchaus nicht erklären, weshalb sich der Bau nach der Lichtstärke ändert oder weshalb die Palissadenzellen in gewissen Fällen zur Oberfläche schräg stehen.

Daß wir in diesen Unterschieden des Baues von Sonnen- und Schattenpflanzen ein Beispiel für die Selbstregulierung (direkte Anpassung, vgl. 7. Abschn., 7. Kap.) der Pflanzen sehen müssen, ist kaum zweifelhaft; wir sehen sie bei den plastischen Pflanzen, die

ihren Bau nach dem Lichte einrichten, vor unseren Augen vor sich gehen, während der Bau in anderen Fällen im Laufe der phylogenetischen Entwicklung geändert und durch Vererbung in zahlreichen Generationen befestigt worden ist. Der Nutzen der verschiedenen Bauverhältnisse muß in folgendem gesucht werden: Schutz des Chlorophylls gegen Zerstörung durch starkes Licht (Wiesner, I), Schutz des Protoplasmas selbst (daß dieses durch starkes Licht leiden kann, sieht man unter anderem daran, daß Licht ein wirksames Zerstörungsmittel von Bakterien, ein Desinfektionsmittel, ist), ferner Schutz gegen zu starke Transpiration, und Regulierung der Assimilation. Wenn man berücksichtigt, daß z. B. die Mächtigkeit des Palissadengewebes nicht nur durch stärkere Beleuchtung vermehrt wird, sondern auch, was durch Versuche nachgewiesen worden ist, durch starke Transpiration, sowie durch verschiedene Faktoren, die die Wasseraufnahme aus der Erde und dadurch die Transpiration beeinflussen (Salze im Nährboden, Beschädigung von Wurzeln u. a.), wenn man ferner berücksichtigt, daß jene Mächtigkeit etc. anscheinend an allen Standorten steigt, wo starke Lufttrockenheit herrscht, so liegt es nahe, den wesentlichsten Grund für die Unterschiede des Baues in einer Regulierung der Transpiration zu suchen. Diese wird durch vermehrtes Licht steigen, indem die Lichtstrahlen in Wärme umgesetzt werden; das Licht ist einer der wichtigsten Faktoren der Transpiration und die Pflanze reguliert diese nach seiner Stärke, worüber jedoch die Zukunft Näheres lehren muß.

Über diese Fragen vgl. die Arbeiten von: Areschoug, Stahl, Pick, Dufour, Haberlandt, Heinricher, Vesque, Viet, Mer, Lothelier, Johow, Alb. Nilsson, Eberdt u. a.

3. Kap. Wärme.

In weit höherem Grade als das Licht ist die Wärme ein ökologischer und geographischer Faktor, nicht nur im großen, sondern auch im kleinen; denn sie ist über die Erde viel ungleicher verteilt.

Jede der verschiedenen Lebenserscheinungen der Pflanze findet nur innerhalb bestimmter Temperaturgrenzen (Minimum und Maximum) und am besten bei einer gewissen Temperatur (Optimum) statt; diese Temperaturen können sowohl für verschiedene Arten als für verschiedene Funktionen derselben Art verschieden sein. Die Wärme

ist von Bedeutung für die Chlorophyllbildung und die Assimilation, für die Atmung und die Verdunstung, für die Wurzelthätigkeit und für die Keimung, für die Belaubung und das Blühen, für das Wachstum und die Bewegungen etc. Es ist demnach erklärlich, daß die Wärmeverhältnisse der Verbreitung der Arten auf der Erdoberfläche Grenzen ziehen.

Da also die unteren und die oberen Temperaturgrenzen eine mannigfaltige Lage haben, so kann man im allgemeinen nur sagen, daß die unteren Grenzen (die »spezifischen Nullpunkte« der Arten) in gewissen seltenen Fälle bis auf 0° oder etwas tiefer gehen (manche Arten des hohen Nordens und der Hochgebirge, meist niedere Pflanzen; die Algen im Polarmeer an der Nordküste von Spitzbergen, etwa unter 80° n. Br., wachsen und fruktifizieren im Winter lebhaft im Dunkeln bei — 1,8° bis 0°; unter 27 Arten beobachtete Kjellman bei 22 Fruktifikation); aber in der Regel beginnen die Lebensthätigkeiten erst bei einer Temperatur von mehreren Graden über Null, einige sogar erst zwischen 10° und 15° (besonders bei tropischen Pflanzen). Die oberen Temperaturgrenzen erreichen 50° nicht, im allgemeinen nicht einmal 45° (vgl. z. B. Pfeffer, Pflanzenphysiologie).

Außerdem hat die Wärme indirekte Bedeutung, namentlich dadurch, daß das Sättigungsdefizit der Luft und die Transpiration der Pflanze von ihrer Höhe abhängen.

Die Temperaturen außerhalb der Temperaturgrenzen der Arten brauchen nicht gleich tötlich zu sein; es besteht ein gewisser Spielraum, der unter dem spezifischen Nullpunkt am größten ist, d. h. die Pflanzen können, ohne zu sterben, Wärmegraden ausgesetzt werden, die unter dem Minimum tiefer liegen, als die tötlichen hohen Temperaturen über dem Maximum liegen. Im übrigen sind die Temperaturen unter dem Minimum und über dem Maximum nicht immer für das Leben bedeutungslos, selbst wenn sie dafür nicht direkt nützlich sind.

Es giebt kaum eine Stelle auf der Erdoberfläche, wo das Pflanzenleben wegen der Wärmeverhältnisse absolut ausgeschlossen wäre; denn in Gegenden, wo die Temperatur monatelang weit unter den Nullpunkten der Arten bleibt oder wo sie sogar die oberen Temperaturgrenzen übersteigt (z. B. in gewissen Gegenden Afrikas), werden die Pflanzen jedenfalls in gewissen Jahreszeiten gut gedeihen.

Es kann jedoch für die Pflanzen notwendig sein, sich gegen die extremen Temperaturen und was damit einhergeht, namentlich gegen Temperaturwechsel zu schützen. Gegen diesen sind gewisse Pflanzen (z. B. Palmen) viel empfindlicher als gegen niedrige Temperaturen. Plötzliches Auftauen ist vielen Pflanzen schädlich, weil die Gewebe zerrissen werden; die Wälder leiden auf der Ostseite, auf östlichen Abhängen und an ähnlichen Orten, wo die Sonnenstrahlen sie früh treffen, oft von Nachtfrost.

Folgende Mittel werden zum Schutze gegen extreme Temperaturen, namentlich gegen zu niedrige Temperaturen angewandt:

1. Der Zellinhalt hat bei einigen Pflanzen solche (bisher nicht erklärte) Eigenschaften, daß er extreme Temperaturen lange aushält; in der Pflanzengeographie kommt fast nur extreme Kälte in Betracht. Diese Eigenschaften können von denen des Protoplasmas selbst abhängen, oder davon, daß ihm oder dem Zellsafte Öle oder harzartige Stoffe beigemischt sind. Einen solchen Schutz muß z. B. die Schneealge *(Sphaerella nivalis)* haben, deren einzeln liegende, dünnwandige Zellen die Kälte der arktischen Schnee- und Eisfelder aushalten. Auch *Cochlearia fenestrata* muß geschützt sein; diese Pflanze hielt an Sibiriens Nordküste im Winter 1878/79 eine unter — 46° C. liegende Temperatur ohne Decke aus und setzte im nächsten Frühjahre das durch den Winter unterbrochene Blühen fort (Kjellman, IV).

2. Die Wassermenge. Der Wasserinhalt der Pflanzenteile spielt bei ihrem Vermögen, extreme Temperaturen zu ertragen, die größte Rolle; je wasserreicher, desto weniger widerstandsfähig, und umgekehrt. Daher leiden die jungen Sprosse unserer Bäume oft unter Nachtfrösten, während diese den älteren nicht schaden (wenn junge, sich belaubende Sprosse in den Polarländern ohne Schaden jede Nacht steif frieren, so ist dieses vielleicht eigentümlichen Eigenschaften des Protoplasmas zuzuschreiben); daher haben Samen, z. B. die von Weizen, in den Polarländern viele Jahre überwintern können, ohne zu leiden. Der geringe Wassergehalt ist vielleicht auch der Grund zu dem Ausdauern vieler Moose, Flechten und anderer niedrigen Pflanzen. Verholzte Teile ertragen die Kälte leichter als die krautartigen (vgl. Mohl, Bot. Ztg. 1848); daher sind wohl viele Arten in den Polarländern und den Hochgebirgen verholzt (Zwergsträucher). Die südländischen Sträucher unserer Gärten

erhalten oft nicht genug Wärme, um ihr Holz zu reifen; die Zweigspitzen sterben dann durch die Winterkälte ab: die Sträucher werden Halbsträucher. Die Wälder um Sibiriens Kältepol halten Kälte bis zu — 60° C. aus (am Janafluß ist die niedrigste Wärme im Januar — 60°, die höchste — 28° und die Mitteltemperatur — 49°).

3. Schlechte Wärmeleiter umgeben oft die zu schützenden Pflanzenteile, z. B. als Knospenschuppen oder als Haare; ihre Zellen sind meistens mit Luft erfüllt oder haben zwischen einander Lufträume und müssen außerdem so wasserarm wie möglich sein. Sehr viele Schutzeinrichtungen haben die jungen Sprosse zur Zeit der Belaubung (vgl. Grüss); graufilzig oder weißwollig sind viele Polar- und Hochgebirgspflanzen (*Leontopodium alpinum*, das Edelweiß der Alpen; Frailejon, das sind Compositen der Gattungen *Culcitium* und *Espeletia* auf den Paramos von Südamerika, vgl. Goebel, II, 2. Teil, u. a.); alte, welke Blätter bleiben an den Sprossen dieser Pflanzen sitzen und hüllen sie ein, gleichwie wir im Herbste unsere empfindlichen Gartenpflanzen mit Stroh und Heu umgeben oder mit Laub u. ähnl. bedecken. Es ist jedoch zu bemerken, daß hierdurch die starken Kältegrade kaum ausgeschlossen werden (denn diese werden zuletzt wohl in das Innere der Pflanze eindringen), sondern zwei andere Verhältnisse werden abgewandt: nämlich schnelle Änderung der Temperatur und schnelles Auftauen sowie die zu starke Transpiration. Erfahrung und Versuche haben gezeigt, daß zwar bisweilen die Kälte selbst einen erfrorenen Pflanzenteil (Kartoffeln, Blütenblätter, tropische Pflanzen, z. B. in hochgelegenen Gegenden Brasiliens) getötet hat, daß jedoch das Auftauen für manche Pflanze, die das Steiffrieren gut aushält, der kritische Punkt ist: es muß langsam vor sich gehen, und dazu helfen jene Bauverhältnisse, die sich daher gerade besonders in den subglacialen Vereinen finden (vgl. den 4. Abschn.).

Auch gegen starke Transpiration werden die besprochenen Mittel schützen, gegen Austrocknen durch die trocknen, kalten Winde, die für das Leben gefährlich sind, wenn die Erde kalt ist und die Wurzelthätigkeit deshalb stockt.

In diesem Zusammenhang ist auch der Laubfall im Herbst als eine Anpassung an den Winter zu nennen; nach dem Abwerfen des Laubes ist der Baum von oben bis unten von schlechten Wärme-

leitern umgeben (Knospenschuppen, Kork). Andere Verhältnisse werden im 4. Abschnitte genannt werden.

Die Temperaturen zwischen Maximum und Minimum (die zuträglichen Temperaturen). Es ist für die Lebensverhältnisse und die Verbreitung der Arten keineswegs gleichgültig, welche Temperaturen ihnen innerhalb der zuträglichen Grenzen geboten werden. Es kommt für das Leben der Individuen nicht nur auf die Höhe der Temperaturen, sondern auch auf die Menge der überhaupt zuträglichen Wärme, die der Pflanze zu teil wird, an, oder darauf, wielange ihr zuträgliche Temperaturen geboten werden.

In den meisten Gegenden der Erde ruft der Wechsel der Jahreszeiten Ruhezeiten im Pflanzenleben hervor. Zunächst sind Wärmeunterschiede die Ursache, in unseren nordischen Klimaten namentlich die Kälte, in den Tropen hingegen Wassermangel. Die Zeit, die zuträgliche Temperaturen bietet, kann so kurz sein, sogar nur einige Monate betragen, daß gewisse Arten ganz ausgeschlossen werden, weil sie nicht genug Wärme erhalten. Dieses ist gewiß der Grund dafür, daß einjährige Arten in Polarländern und in Hochgebirgen selten werden: sie brauchen für ihren Lebenslauf mehr Zeit, als ihnen geboten wird.

Die mehrjährigen Kräuter in Polarländern und in Hochgebirgen zeigen eine vielfache Anpassung an das Klima, z. B. dadurch, daß sie überwinternde, bisweilen mit Vorratsnahrung versehene Laubblätter haben, denn solche können jeden günstigen Augenblick zur Assimilation benutzen, und es geht kein Teil der Vegetationsperiode mit der Entwicklung von Assimilationsorganen verloren. Eine andere Anpassung dieser Pflanzen ist, daß sie ihre Blüten im Jahre vor dem Blühen anlegen, wodurch erreicht wird, daß sie sogleich am Anfange des nächsten Frühjahres aufblühen, eine möglichst lange Zeit zum Blühen und zum Fruchtansetzen erhalten und die wärmste Zeit zur Samenreife benutzen können.

Die Höhe der Wärme und die Länge der Vegetationszeit wirken selbstverständlich auch auf die Physiognomie der einzelnen Pflanzen und der ganzen Vegetation. Auf der einen Seite stehen die tropischen Länder, wo die Ruhezeiten fast unbemerkbar sind und wo sich hohe Wärme mit Feuchtigkeit verbindet; hier entwickeln sich die immergrünen Tropenvereine mit ihren üppig wach-

senden Arten, die den Boden mit der dichtesten Vegetation bedecken. Auf der anderen Seite stehen die Polarländer und die Hochgebirgsgegenden, wo die Natur ihre Gaben mit karger Hand nur etwa in 3 Monaten des Jahres austeilt; hier werden nicht genug Pflanzen entwickelt, um den Boden zu bedecken, und hier treten Zwergformen auf, unter anderem weil die Vegetationszeit zu kurz und die zuträgliche Wärme zu niedrig ist. Mit steigender Wärme steigt die Wachstumsgeschwindigkeit bis zum Optimum; aber in den zuletzt genannten Gebieten müssen niedrige Vegetation, kurzgliedrige Sprosse, Rosettenbildung, kleine Blätter und Rasenform die Folge sein. Auch in den Tropen kann Zwergwuchs die Folge sein, wenn sich hohe Wärme mit Trockenheit verbindet.

Man hat vielfach die Wärmesumme zu berechnen versucht, die die Arten für ihre verschiedenen Funktionen brauchen und deren Dasein sich am deutlichsten im Frühjahre zeigt, wenn sich Blätter und Blüten in deutlicher Abhängigkeit von den Wärmeverhältnissen entfalten, in einem Jahre zu einer Zeit, im anderen zu einer anderen, an einer Stelle früher als an einer anderen. Indem man die Anzahl der Vegetationstage, von einem gewissen Zeitpunkt an gerechnet, und die auf jeder Stelle herrschenden Temperaturverhältnisse berücksichtigte, hat man die Entwicklungsunterschiede und die Verbreitungsverhältnisse zu erklären versucht; aber im einzelnen bestehen große Meinungsverschiedenheiten: einzelne suchen die Wärmesumme durch Addieren der täglichen Mitteltemperaturen zu berechnen; andere multiplizieren die Mitteltemperatur einer gewissen Periode mit der Anzahl der Tage; andere wenden die Quadrate der Mitteltemperaturen oder der Tage an; und wieder andere meinen, daß die täglichen Maxima über 0°, die das der Sonne ausgesetzte Thermometer zeigt (Insolationsmaxima) zu addieren seien. Diese Untersuchungen haben es in hohem Grade nötig, durch wirklich wissenschaftliche, experimentelle Bestimmungen der Haupttemperaturen für die Erscheinungen der einzelnen Arten gestützt zu werden. Uebrigens werden die Ergebnisse dieser Bestimmungen nicht hinreichen, um die äußerst schwierige und verwickelte Frage über die Bedeutung der Wärmeverhältnisse für die Artenverbreitung und für die phänologischen Erscheinungen zu lösen, da andere Verhältnisse, z. B. das Licht, die Bodenwärme, die Nachwirkungen aus der

vorigen Vegetationsperiode u. a. vielleicht teilweise eine höhere Temperatur ersetzen können.

Auch bei folgenden Formenverhältnissen spielt die Wärme eine Rolle.

Viele der erwähnten subglacialen Pflanzen, besonders die Holzpflanzen (*Salix, Betula, Juniperus* u. a.) haben die Spalierform, d. h. ihre Stämme liegen auf dem Boden, sind ihm angedrückt und verbergen sich mehr oder weniger zwischen anderen Pflanzen, Steinen u. ähnl.; erst die Spitzen richten sich auf, bisweilen fast unter einem rechten Winkel, erreichen aber nur wenige cm Höhe über dem Boden. Zweifellos erlangen die Pflanzen bei diesem Wachstum eine größere Wärmemenge, als wenn sie aufrecht wüchsen; aber es ist die Frage, ob es nicht am ehesten die mit den trocknen, kalten Winden einhergehende Verdunstung sei, die sie in der erwähnten Weise umforme.

Denselben Wuchs trifft man bei vielen Strandpflanzen (im Norden z. B. bei *Atriplex, Suaeda* und *Salicornia*, bei *Matricaria inodora*, am Mittelmeere z. B. bei *Frankenia* u. v. a.); es sind nicht nur die Seitensprosse, die sich nach allen Seiten flach niederlegen, sondern der Hauptsproß biegt sich auch, bisweilen fast unter einem rechten Winkel, über den Boden hin. Ferner beobachtet man dasselbe in Wüsten und auf Sandboden, der von der Sonne stark erwärmt wird, (in Afrika z. B. bei *Aizoon Canariense, Cotula cinerea, Fagonia Cretica* nach Volkens, auf unseren Sandfluren z. B. bei *Artemisia campestris, Herniaria glabra*).

Die gemeinsamen Wuchsformen haben sicher einen gemeinsamen Grund. Mit der leicht gegebenen Erklärung, daß die Pflanzen »den Stürmen entgehen« wollen, kann sich die Wissenschaft nicht begnügen. Wahrscheinlich muß der Grund in dem Unterschiede der Wärme von Luft und Boden zu der Zeit, wo sich die Sprosse entwickeln, gesucht werden. Man kann oft aufrechte und niederliegende Exemplare untereinander antreffen, z. B. an den nordischen Küsten solche von *Atriplex, Salicornia, Suaeda* u. a., was darauf hindeutet, daß kein allgemeiner, zu allen Zeiten an dem betreffenden Standorte herrschender Faktor entscheidend ist. Auch die Winde und die Windrichtung können nicht bestimmend sein, da die Individuen einer Art an demselben Strande ihre Hauptsprosse nach

den verschiedensten Seiten wenden können, was ein Studium der Pflanzen unserer Küsten leicht zeigt. Die Erklärung dafür muß wahrscheinlich in der verschiedenen Erwärmung gesucht werden, die den Pflanzen während ihrer Entwicklung vom Boden her zu teil wurde, so daß sie also thermotropische Bewegungen ausgeführt hätten. Übrigens führt Krasan an, daß die Pflanzen auf homothermischem Boden, namentlich in einem Klima mit warmer Luft, aufrechte und kräftige Sprosse erhalten, auf heterothermischem Boden mit besonders alpinem Klima niederliegende.

Auf Wegen und häufig betretenem Boden finden sich oft niederliegende Wuchsformen, z. B. bei *Polygonum aviculare*. Der Grund ist hier wohl meist eine starke negative Heliotropie.

Rosettenbildung. Viele Kräuter haben rosettenständige, flach ausgebreitete Grundblätter; selbst wenn sie gestrecktgliedrige Rhizome oder unterirdische Ausläufer haben, so werden die Sprosse kurzgliedrig, sobald sie zur Oberfläche kommen. Man weiß noch kaum, welche Faktoren hier entscheidend seien; aber vermutlich spielen, außer dem Lichte, auch die Wärmeverhältnisse eine wesentliche Rolle. Teils finden sich solche Rosettenpflanzen in den Tropen auf besonders heißen und trocknen Stellen (Blattsukkulenten wie *Echeveria*, *Aizoon*, *Agave*, *Bromeliaceae* u. a.), teils auch unter höheren Breiten auf Felsenboden, der von der Sonne erwärmt wird und wo die Luft heiß ist (*Sempervivum* u. a. Crassulaceen). In großer Zahl kommen solche Kräuter in gemäßigten Ländern vor und sind namentlich für die von einer niedrigen Vegetation bedeckten, sonnigen Weiden kennzeichnend; besonders zahlreich findet man sie in den Polarländern und den Hochalpen, auf den offenen Matten und Felsenfluren.

Rasenbildung und Gestrüppbildung ist in Klimaten mit extremen Temperaturen allgemein und werden in den Polarländern und in Hochgebirgen unter anderem durch die Kälte, in Wüsten durch die mit der Hitze einhergehende starke Trockenheit und Verdunstung hervorgerufen. Die Sprosse werden kurz und krumm, dort weil es für ihr Wachstum an Wärme fehlt, hier weil die Hitze sie der Feuchtigkeit beraubt. Näheres hierüber folgt im 5. Kap. unter den Wirkungen des Windes.

Es geht hieraus hervor, daß verschiedene Bauverhältnisse anscheinend durch die Wirkung der Wärme auf die Pflanzen erklärt

werden müssen. Anderes wird später angeführt werden, unter anderem die große Bedeutung, die der Wärmegrad der Luft für ihr Sättigungsdefizit und für die Verdunstung der Pflanzen hat; diese Umstände wirken auf die Pflanzenformen ein.

Daß die Verbreitung und die Verteilung der Arten im großen von Wärmeverhältnissen abhängen, ist bekannt (Zonen der Erde, Regionen in den Gebirgen). Bei Landpflanzenarten mit sehr großer geographischer Verbreitung wird der Abstand zwischen Maximum und Minimum in der Regel besonders groß sein (bei Wasserpflanzen verhält es sich anders). Aber überall greifen die Wärmeverhältnisse auch in die Verteilung, die Haushaltung und die Kämpfe der Vereine ein. Die großen Unterschiede zwischen den Klimaten und der Vegetation der Küsten- und der Binnenländer beruhen auf ihnen; am deutlichsten zeigt sich dieses in den Polarländern bei der dürftigen Vegetation des kalten Küstengebietes und der Vegetation des wärmeren Binnenlandes, die sowohl an Arten als an Individuen verhältnismäßig reich ist und kräftigere Individuen enthält (über die Rolle des Lichtes vgl. S. 14).

Ferner zeigen die Polarländer große Gegensätze zwischen der dürftigeren Vegetation der Ebenen und der reicheren und üppigeren auf den sonnigen Bergabhängen; denn die Ebenen werden von den Sonnenstrahlen unter einem weit spitzeren Winkel getroffen als die Abhänge. Falls an den Polen selbst steile Berge vorkommen, so haben diese sicher eine relativ reiche Vegetation. Die Neigungswinkel und die Neigungsrichtungen (die Exposition) der Bergabhänge spielen selbstverständlich auch eine Rolle, indem der Boden und mit ihm die Luft nach den hierbei auftretenden Unterschieden verschieden erwärmt wird. Da diese und andere Verhältnisse jedoch zunächst auf der Wärme des Bodens beruhen, so werden sie im 10. Kap. behandelt werden. Daß die Formenverhältnisse der Erdoberfläche sogar im kleinen pflanzengeographische Bedeutung haben können, sieht man oft auf Stellen, wo die kalte Luft in stillen Frostnächten in Einsenkungen und Thälern stehen bleibt und Erfrieren von Pflanzen verursacht.

4. Kap. Luftfeuchtigkeit und Niederschläge.

Eine außerordentliche ökonomische Bedeutung für die Pflanze, ja eine fast noch größere als Licht und Wärme, hat das Wasser. Ohne Wasser keine Lebensthätigkeit weder bei Pflanzen noch bei Tieren. Seine Rolle bei der in voller Lebensthätigkeit befindlichen Pflanze ist folgende:

1. Es ist in allem Protoplasma und in allen Zellwänden als Imbibitionswasser vorhanden.

2. Es findet sich in den Zellen als Zellsaft und spielt hier unter anderem bei dem Turgor und dem normalen Wachstum eine Rolle.

3. Es ist direkt ein Nahrungsstoff, der bei der Assimilation verarbeitet wird.

4. Jede Nahrungsaufnahme aus dem Boden, jede Osmose, jede Stoffwanderung geschieht nur mit Hilfe des Wassers. Die mineralische Nahrung der Pflanze muß in aufgelöster Form vorhanden sein. Die Transpiration ist die Verdunstung des Wassers aus der Pflanze.

5. Die Kohlensäure-Assimilation hängt vom Wasser ab, indem sie in der Pflanze, die nicht ihren vollen Turgor hat, erschwert ist, unter anderem, weil die Spaltöffnungen geschlossen sind, und indem sie in der welkenden ganz aufhört (Stahl u. a.).

6. Alle Bewegungen gehen nur mit Hilfe des Wassers vor sich, mögen sie auf Quellung beruhen oder Reizbewegungen sein.

7. Der Wassergehalt der Pflanze ist für ihr Leben oder Sterben außerhalb der extremen Wärmegrade entscheidend. Trockne Teile sind, wie S. 22 erwähnt, am widerstandsfähigsten.

Es ist daher nicht auffällig, daß durch Wassermangel oder durch Austrocknen der Tod eintreten kann; aber viele Pflanzen oder Pflanzenteile können lange, starke Trockenheit aushalten. Die Grenzen des Austrocknens sind sehr verschieden; nur sehr wenige, niedrig stehende Pflanzen, meistens Flechten, scheinen fast vollständiges Austrocknen aushalten zu können.

Es ist auch nicht auffällig, daß nichts anderes dem inneren und dem äußeren Bau der Pflanzen seinen Stempel in dem Grade aufdrückt, wie ihr Verhältnis zum Wasserreichtum der Luft und des Bodens (des Mediums), und daß nichts anderes so große und so augenfällige Vegetationsunterschiede hervorruft, wie der Unter-

schied in der Wasserzufuhr. Daß eine größere Wassermenge eine reichere Ernte giebt (mehr Blätter, Stroh, Früchte, ein größeres Wurzelsystem), hat z. B. Hellriegel nachgewiesen; hat die Pflanze wenig Wasser, so tritt Zwergwuchs (Nanismus) ein. Es sei jedoch bemerkt, daß eine gewöhnliche Landpflanze nicht desto besser gedeiht, je mehr Wasser ihr in unbegrenzter Weise zugeführt wird; auch hier giebt es ein nach der Natur, der Durchlüftung etc. des Bodens sehr verschieden liegendes Optimum. Gewisse Einrichtungen zur Ausscheidung des im Uebermaße aufgenommenen Wassers besitzt die Pflanze zwar (Wasserporen, Tropfenbildung, inneres »Bluten«); aber es besteht doch eine Grenze für die zuträgliche Feuchtigkeit.

Auf zwei Wegen wird der Pflanze Wasser zugeführt: aus der Luft und aus dem Boden. Von dem Vermögen des letzteren, Wasser aufzunehmen und festzuhalten, wird im 9. Kap. die Rede sein. Hier werden nur die Feuchtigkeit der Luft und die Niederschläge behandelt.

Die Feuchtigkeit der Luft. Es ist immer etwas Wasser in der Luft unsichtbar in Dampfform vorhanden, aber die Menge wechselt außerordentlich: sie steigt und fällt mit dem Wärmegrade der Luft, und die Wassermenge, die die Luft in Dampfform aufnehmen kann, ist nach der Temperatur verschieden. Die kalte Luft nimmt nicht so viel Wasser wie die warme auf, bevor sie gesättigt ist; daher treten nach den verschiedenen Zeiten des Tages und des Jahres große Schwankungen auf.

Worauf es für das Pflanzenleben am meisten ankommt, ist nicht die absolute Feuchtigkeit der Atmosphäre, sondern ihr Sättigungsdefizit, d. h. die Wassermenge, die von ihr bei einer gewissen Temperatur noch aufgenommen werden kann, also daran fehlt, daß sie gesättigt wäre; denn von diesem Defizit hängt die Größe der Verdunstung ab. Der Unterschied zwischen trocknen und feuchten Klimaten beruht auf dem Grade der relativen Luftfeuchtigkeit. Diese hat eine große ökonomische Bedeutung für die Pflanze, z. B. für das Wachstum, indem sie die Größe der Verdunstung beeinflusst.

Da die Größe der Verdunstung indessen auch von mehreren anderen Verhältnissen abhängt, unter anderem von der Größe und der übrigen Beschaffenheit der Oberfläche des verdunstenden Körpers,

so ist es leicht verständlich, daß die Pflanzen sehr viele Anpassungen morphologischer und anatomischer Art hervorgebracht haben, die sie befähigen, das Leben unter verschiedenen Feuchtigkeitsverhältnissen zu fristen (vgl. namentlich den 4. Abschnitt). In einigen Fällen strengt sich die Pflanze an, die Verdunstung bis zu einem gewissen geringen Grade herabzusetzen, in anderen Fällen vielmehr, sie zu fördern; gewisse Pflanzen können nur in sehr feuchter Luft assimilieren, z. B. viele Schattenpflanzen auf dem Waldboden (Moose, Farne, namentlich Hymenophyllaceen, u. a.); andere sind an sehr trockne Luft angepasst. Die Bauverhältnisse, die gegen trockne Luft schützen und auch die Verdunstung herabsetzen, sind teilweise dieselben, die gegen zu starkes Licht schützen (vgl. S. 17—18). Es muß hier sogleich bemerkt werden, daß es sehr schwierig ist, zu entscheiden, was der Luftfeuchtigkeit und was anderen Faktoren zuzuschreiben sei, die mit jener zusammenarbeiten; die S. 16 ff. behandelten Eigentümlichkeiten der Schattenpflanzen werden kaum nur durch die größere Luftfeuchtigkeit verursacht, die im Schatten im Vergleich mit der Luft außerhalb des Schattens zu herrschen pflegt, sondern auch durch das schwächere Licht, gleichwie die Eigentümlichkeiten der Sonnenpflanzen sowohl durch starkes Licht, als durch starke Wärme und starke Verdunstung verursacht werden. Sorauer, Mer, Vesque und Viet, Lothelier u. a. haben gefunden, daß die Wirkungen von feuchter Luft den Wirkungen von Lichtmangel ähnlich sind. Die Pflanzen werden länger, gestrecktgliedrig, dünner, bleicher, die Blattflächen kleiner und dünner, durchsichtiger, und der dorsiventrale innere Bau wird verwischt, indem das Palissadengewebe nur schwach oder gar nicht entwickelt wird; die Gefäßbündel werden schwächer, die Intercellularen größer, das mechanische Gewebe schwächer oder gar nicht entwickelt u. a. Es sind sicher T r a n s p i r a t i o n s u n t e r s c h i e d e, die sowohl in dem einen als in dem anderen Falle der Grund für diese Unterschiede des Baues sind.

Ob der Wasserdampf der Luft von den Pflanzen dadurch aufgenommen werden kann, daß z. B. gewisse Haarbildungen seine Verdichtung hervorrufen können, ist unsicher. Möglicherweise beruhen die vermeintlich wahrgenommenen Fälle auf einer durch Temperaturwechsel hervorgerufenen Ausscheidung von tropfbarflüssigem Wasser auf oder in den Pflanzenteilen. Daß welkende Pflanzen an warmen Tagen abends turgescent werden, braucht nicht auf der Verdichtung

von Wasserdämpfen aus der abends feuchteren Luft zu beruhen, sondern ist unzweifelhaft besonders den Umständen zuzuschreiben, daß die Transpiration dann wegen des geringeren Sättigungsdefizits geringer ist und daß die Wurzelthätigkeit, die vielleicht ununterbrochen in die Pflanze Wasser heraufgeführt hatte, dann im stande ist, den verminderten Wasserverlust auszugleichen.

Ein anderes Verhältnis ist, daß gewisse Wüstenpflanzen hygroskopische Salze ausscheiden, die nachts aus der feuchteren Luft Wasser ansaugen; aber daß dieses Wasser, das die Oberfläche der Pflanze benetzt, auch von ihren Zellen aufgenommen und ausgenutzt werde, ist kaum richtig (vgl. Volkens und Marloth).

Niederschläge. Sinkt die Temperatur bis zu einem gewissen Punkte, so daß die Luft die aufgenommene Wassermenge nicht in Luftform behalten kann, so wird sie unter einer oder der anderen der drei bekannten sichtbaren Niederschlagsformen ausgeschieden: als Nebel (Wolken), Regen (Schnee) oder Tau (Rauhfrost). Die Niederschläge werden teils vom Boden aufgenommen und kommen auf diesem Wege der Haushaltung der Pflanze zu gute (vgl. 9. Kap.), teils von den oberirdischen Teilen der Pflanzen aufgefangen, mit denen sie in unmittelbare Berührung kommen und die in gewissen Fällen zu ihrer Aufnahme angepasst zu sein scheinen. Viele Pflanzen haben keine anderen Quellen für das Wasser als die unmittelbaren Niederschläge (Epiphyten, Felsen- und Gesteinspflanzen).

Anpassung an die Aufnahme von Niederschlägen. Es giebt Pflanzen, die sehr leicht und schnell mit ihrer ganzen Oberfläche tropfbarflüssige Niederschläge aufnehmen und dadurch turgescent werden, z. B. Flechten, Moose, gewisse Algen; diese Pflanzen ertragen zugleich in hohem Grade Austrocknung. Andere Pflanzen können an gewissen Stellen der Oberfläche benetzt werden und Wasser aufnehmen, haben jedoch andere Stellen, wo dieses nicht geschehen kann oder die schwierig benetzt werden (wegen einer dicken Kutikula, wegen Wachsüberzüge u. a.). Einige Pflanzen haben besondere Organe für die Aufnahme von Wasser aus Niederschlägen (z. B. Luftwurzeln mit eigenem Sauggewebe, alte, schwammige Pflanzenreste, die begierig Wasser einsaugen, Haare, die Wasser aufsaugen können u. a.). Vgl. hierüber spätere Abschnitte, besonders den über die Xerophyten.

Aber im allgemeinen muß man annehmen, daß Wasser von den oberirdischen Organen nur aufgenommen wird, wenn die Wurzel der Pflanze kein Wasser zuführen kann und die Pflanze keinen Vorrat mehr enthält; jene Wasseraufnahme ist für die gewöhnlichen Pflanzen zunächst ein Notbehelf (Versuche von J. Boehm, Detmer, Tschaplowitz, Kny, Wille).

Taubildung ist für regenarme Gegenden von größter Bedeutung; viele, besonders tropische Gegenden würden fast pflanzenlos sein, wenn der Tau in der trocknen Zeit nicht stark wäre. Die Taubildung ist in den Tropen viel stärker als unter höheren Breiten. Sie spielt z. B. im Pflanzenleben der Wüsten Afrikas eine außerordentliche Rolle (Volkens); sie muß es sein, die an vielen Stellen die Frühjahrserscheinungen hervorruft, obgleich in mehreren Monaten kein Regentropfen fiel (vgl. Warming, VIII).

Man muß annehmen, daß die Pflanzen überall an die gegebenen durchschnittlichen Wassermengen angepasst sind.

Schutz gegen Niederschläge. Wie die Pflanzen zu wenig Wasser erhalten können, können sie auch zu viel erhalten, von den Niederschlägen ungünstig beeinflusst werden und müssen sich gegen sie schützen. Es giebt auch hier große spezifische Unterschiede: einige Pflanzen sind nach Wiesner (II) »regenfreundlich« (ombrophil) und können monatelang Regen ertragen, andere sind »regenscheu« (ombrophob) und verlieren die Blätter schnell.

Manche Verhältnisse werden als Anpassung an die Wegleitung von Regen betrachtet. Jungner und Stahl haben bei Pflanzen von regnerischen Klimaten mehrere eigentümliche Bauverhältnisse nachgewiesen, die vermutlich dazu dienen, den Regen von den Blättern schnell abzuleiten, damit er nicht die Transpiration hemme, die Pflanzen zu stark belaste, und die zugleich zum Wegspülen von Parasitensporen u. ähnl. dienen. Dazu gehören namentlich die Träufelspitzen, d. h. die außerordentlich langen, besonders bei ganzrandigen Blättern der Tropen vorkommenden plötzlichen Zuspitzungen, wodurch das Regenwasser leicht weggeleitet wird, z. B. bei *Ficus religiosa, Theobroma Cacao, Dioscorea*-Arten u. a.

Gewisse andere Verhältnisse, worauf auch Lundström aufmerksam gemacht hat, haben vielleicht einen ähnlichen Nutzen; so werden Haarleisten, z. B. bei *Stellaria media* und *Veronica Chamaedrys,* als Mittel zur Wasserwegleitung aufgefasst, desgleichen

rinnenförmig vertiefte Blattnerven und Blattstiele (von Stahl bei *Lamium album*, *Humulus Lupulus*, *Aruncus silvester*) und Sammetblätter in dem Tropenwalde (vgl. 6. Abschn., 7. Kap.).

Platzregen, namentlich die heftigen, bei Gewittern fallenden, tropischen Regengüsse, können die Pflanzenteile, besonders die jungen, noch zarten, mechanisch beschädigen. Als Schutz hiergegen sollen folgende Einrichtungen Bedeutung haben: 1) Die Blätter vieler tropischen Pflanzen sind aufwärts oder abwärts gerichtet, so daß der Regen sie unter spitzeren Winkeln trifft und minder heftig wirkt (dieses und anderes im folgenden erwähnte spielt auch bei der Beleuchtung eine Rolle; vgl. S. 16); besonders viele junge Pflanzenteile, sowohl einzelne Blätter als ganze Zweige, sollen hängend sein und sich erst aufwärts richten, wenn sie einen festeren Bau haben. 2) Faltungen und Kräuselungen der Blattspreiten können vielleicht ähnlich wirken (Kny). 3) Andere Pflanzen, die zusammengesetzte Blätter haben, führen schon Variationsbewegungen aus, wenn sich der Himmel verdunkelt, bevor der Regen selbst gekommen ist; die Blättchen werden daher unter spitzeren Winkeln getroffen werden. 4) Die fein zusammengesetzten Blätter vieler Tropenbäume werden gewiß im ganzen eine weniger leicht angreifbare Spreite darbieten als ungeteilte und breite Blätter.

Hagel kann für die Pflanzen noch vernichtender als Regen sein, aber es giebt doch kaum besondere Anpassungen zum Schutze gegen die von Hagelwetter drohenden Gefahren, obgleich man dieses gemeint hat (Kny).

Nebel (Wolken) absorbiert Licht und wird dadurch die Kohlensäureassimilation hemmen können (vgl. S. 13). Er hindert auch die Erwärmung des Bodens, und da besonders die chemisch wirksamen Strahlen absorbiert werden, so wird er auch in anderer Weise auf die Vegetation einwirken können. Gegen ihn giebt es kaum einen Schutz.

Die vitale und die morphologische Bedeutung des Wassers für die Pflanzen wird übrigens am besten später behandelt werden können, teilweise unter den einzelnen Vereinsklassen. Hier sei nur noch einiges angeführt.

Ein feuchtes Klima verlängert die Lebensdauer der Individuen und der Blätter; der antarktische Wald in Südamerika z. B. ist wegen des feuchten Klimas immergrün. Trockenheit hingegen verkürzt die Vegetationszeit, beschleunigt Blühen,

Fruchtansatz und Samenreife, ruft eine ausgeprägte Ruhezeit und in Steppen und Wüsten die Entwicklung sehr vieler einjährigen Arten hervor.

Die geographische Bedeutung des Wassers ist noch größer als die der Wärme, weil seine Verteilung noch ungleicher ist; dieses gilt nicht nur im großen, sondern auch, und vorzugsweise, im kleinen. Das Wasser ist einer der allerwichtigsten Faktoren für die Art und die Verteilung der Vereine, aber besonders ist es doch das an den Boden gebundene Wasser, das im kleinen geographische Unterschiede hervorruft (vgl. 9. Kap.).

Die verschiedene Verteilung der Luftfeuchtigkeit und der Niederschläge nach Zeit und Ort hat zunächst für die Unterschiede der Vegetation im großen Bedeutung. Darauf beruht die Entwicklung äquatorialer Waldzonen, wo es das ganze Jahr regnet, die von Wüstenzonen auf beiden Seiten des Äquators mit sehr spärlichen, auf wenige Monate beschränkten Niederschlägen und die der großen, gemäßigten Waldzonen: jene Verteilung ist also ein geographischer Faktor ersten Ranges.

Es ist ein sehr großer Unterschied, ob dieselbe Regenmenge gleichmäßig über einen großen Zeitraum, wie in Mitteleuropa, verteilt wird, oder ob sie in einer sehr kurzen Zeit als heftiger Gewitterregen herabfällt, während die übrige Zeit des Jahres trocken ist; die Anzahl der Regentage ist insoweit wichtiger als die Regenmenge. Im ersten Falle wird diese der Vegetation viel besser zu gute kommen könneu; im anderen wird der ausgetrocknete Boden nicht im stande sein, das Wasser aufzunehmen, so daß das meiste auf der Bodenoberfläche, überschwemmend und zerstörend, abläuft oder in die Tiefe sickert. Im ersten Fall erhalten wir ganz andere (mesophile) Lebensformen und ganz andere Vereinklassen als im anderen, wo wir es mit extremeren Verhältnissen zu thun haben.

Schwache Regenmengen kommen der Vegetation oft in geringem Grade oder gar nicht zu gute, weil die Verdunstung zu stark ist und das Wasser verdunstet, bevor es in den Boden hinabdringen kann.

Die Zeit der Niederschläge (nach den Jahreszeiten) ist von größter Bedeutung. Der Regen, der, wie in den Mittelmeerländern, wesentlich ein Winterregen ist, kommt selbstverständlich auf eine ganz andere und geringere Art der Vegetation zu nutze,

als der Regen, der, wie hier im Norden, wesentlich ein Sommerregen ist und daher der Vegetation zu gute kommt, während ihr Wärme zugeführt wird. In den zuerst genannten Ländern fallen heiße und trockne Zeit zusammen, und die Vegetation erhält daher ein deutliches Trockenheitsgepräge; in den gemäßigten Gebieten mit einer gleichmäßigeren Verteilung der Niederschläge wird die Vegetation ein mehr mesophiles Gepräge erhalten.

Es ist selbstverständlich, daß die Umstände, die die Menge, die Verteilung und andere Unterschiede der Niederschläge beeinflussen, indirekt für die ökologische Pflanzengeographie Bedeutung erhalten. Solche Umstände sind besonders die topographischen Verhältnisse: Relief der Erdoberfläche, Höhe über dem Meere, Nähe des Meeres, herrschende Winde und deren Feuchtigkeitsgehalt.

Wärme und Feuchtigkeit sind die beiden wichtigsten Faktoren für die Entwicklung der Vegetation. Nach den verschiedenen Mengeverhältnissen, worin sie den Pflanzen dargeboten werden und diese ihnen angepasst sind, hat Alph. de Candolle (II) die Pflanzen in folgende 6 Gruppen geteilt:

1. Hydromegathermen, d. h. Pflanzen, die an Wasser und an Wärme (mindestens 20 ° mittlere Temperatur) die größten Anforderungen stellen; ihre Heimat sind gegenwärtig besonders die tropischen feuchten Gegenden; aber früher waren sie gewiß weit verbreiteter.
2. Xerophilen, die Trockenheitspflanzen, die viel Wärme verlangen, aber an Wasser die bescheidensten Ansprüche stellen. Hierher gehören Wüsten-, Steppen- und Savannenpflanzen.
3. Mesothermen, die eine jährliche Mitteltemperatur von 15—20 ° und jedenfalls zu gewissen Zeiten eine recht reichliche Feuchtigkeit verlangen. In der Tertiärzeit waren sie bis zu den Nordpolarländern verbreitet.
4. Mikrothermen, die eine jährliche Mitteltemperatur von 0—15 °, geringe Sommerwärme, gleichmäßig verteilte Niederschläge und eine durch Kälte hervorgerufene Ruhezeit beanspruchen.
5. Hekistothermen wachsen jenseits der Grenzen des Baumwuchses, wo die jährliche Mitteltemperatur unter 0 ° sinkt; sie ertragen lange Lichtmangel.
6. In den früheren Erdperioden gab es Megistothermen, die hohe, gleichmäßige Temperaturen (über 30 °) verlangten. Es waren besonders Sporenpflanzen.

5. Kap. Luftbewegungen.

Die Winde haben teils für die Pflanzenformen, teils für die Verteilung der Pflanzen in der Landschaft Bedeutung. Diese sieht

man am deutlichsten da, wo sie über große Flächen hin wehen können, ohne daß Berge, Wälder, Städte u. a. ihre Macht brechen, also besonders an Meeresküsten und auf großen Ebenen, z. B. auf den asiatischen Steppen, in der Sahara etc.; ferner auch, wo ein bestimmter Wind, namentlich der Passat, vorherrscht.

Die Wirkungen zeigen sich in Gegenden mit losem Sandboden, z. B. an vielen Küsten und in der Sahara, in der Bildung von Dünen mit einer an sie gebundenen höchst eigentümlichen Vegetation. Sie zeigen sich auf hohen Gebirgsketten in der Verteilung der Niederschläge, indem die Windseite die von den Winden mitgebrachte Feuchtigkeit auffängt (vgl. Australiens Ost- und Südostküste, die Ostseite der Anden), während die Leeseite (»Windschattenseite«) trocken bleibt; sie zeigen sich im Anschluß hieran in der Verteilung der verschiedenen Pflanzenvereine nach ihrem Feuchtigkeitsbedarf, darin daß viele Arten und ganze Vereine in ihrer Höhe über dem Meere beschränkt werden, und in anderen Lebensgrenzen.

Der Wind wirkt austrocknend, desto mehr, je stärker er ist. Er trocknet den Boden aus, der dadurch fest und humusarm wird; dem Winde stark ausgesetzte Stellen erhalten eine verhältnismäßig xerophile Vegetation. Er trocknet die Pflanzen aus, und diese müssen sich, um sich gegen Austrocknung zu schützen, den Verhältnissen anpassen. An Stellen, die gegen austrocknende Winde geschützt sind, entwickelt sich die Vegetation anders, als wo der Schutz fehlt. Die Winde üben, wo sie stark sind und vorzugsweise in einer Richtung wehen, namentlich auf die Formen des Baumwuchses und auf den Charakter der ganzen Landschaft einen außerordentlichen Einfluß aus. Die Bäume zeigen besonders folgende Eigentümlichkeiten in der Gestalt: sie werden niedrig, die Stämme sind oft in einer bestimmten Richtung gebogen, die Äste zugleich gekrümmt und verbogen, die Sprosse kurz, oft unordentlich verzweigt und miteinander verflochten; viele Sprosse werden auf der Windseite getötet, bisweilen findet man nur auf der Leeseite neue Sprosse; und die Kronen werden dadurch eigentümlich gestaltet, indem sie sich gegen die Windseite neigen und wie geschoren und abgerundet sind und gegen diese eine sehr dichte Oberfläche haben. Der ganze Wald oder das ganze Gebüsch neigt sich in derselben Weise gegen die Windseite. Bisweilen sind es nur die von den Wurzeln und vom Grunde der Stämme ausgehenden Sprosse, die auf der

am meisten ausgesetzten Seite das Dasein einigermaßen behaupten können: ein Wald wird so auf der Windseite zum Gestrüppe herabsinken können, und dieses wiederum zuletzt in zerstreut und einzeln stehende, haufenförmige Individuen aufgelöst werden können (z. B. auf den Heiden Jütlands). Die Blätter werden kleiner als sonst und erscheinen oft mehr oder weniger fleckig (wie angebrannt). Ähnliche Einwirkungen des Föhnes in Ostgrönland auf Zwergsträucher und Stauden hat Hartz behandelt und abgebildet; hier wirken die Sand- und Steinmassen, die die Stürme mit sich führen, auf der Windseite in besonderem Grade abschleifend und zerstörend.

Über die Gründe für diese Wirkungen des Windes sind die Meinungen sehr geteilt. Einige, z. B. Borggreve, nehmen an, daß alles dieses wesentlich durch die mechanische Wirkung des Windes auftrete, dadurch daß die Sprosse und die Blätter gegeneinander gebogen, geschüttelt und gepeitscht werden; andere, z. B. Focke, meinen, daß es besonders die von den Meereswinden mitgeführten Salzteilchen seien, die den Pflanzen schaden; aber dieselben Formenverhältnisse beobachtet man auch weit innen in den Ländern, z. B. beim Eichengestrüppe im inneren Jütland. Andere meinen, daß die Kälte schuld habe; aber an den tropischen Küsten, z. B. in Westindien, sieht man unter der Einwirkung des Passates dieselben Formen auftreten, wie unter unseren Breiten, und jeder Gegenstand, der Schutz gewährt, hebt die Wirkung des Windes auf.

Die Wahrheit ist wahrscheinlich, daß besonders die durch den Wind hervorgerufene Verdunstung, also die Austrocknung der Grund sei, was Wiesner 1887, Kihlman 1890 und ich selbst in meinen Vorlesungen 1889 ausgesprochen haben. In ruhiger Luft werden die den Pflanzen zunächst angrenzenden Luftteile dampfreich, und die Verdunstung wird gehemmt. Durch die Luftbewegungen werden sie beständig weggeführt, und neue, weniger dampfreiche kommen mit den Pflanzenteilen in Berührung. Selbst wenn die Luft sehr reich an Wasserdampf ist, wird ihre ununterbrochene Erneuerung eine starke Verdunstung herbeiführen. Je trockner die Luft und je stärker der Wind ist, desto stärker wird selbstverständlich die Austrocknung werden. Durch diese Verdunstung werden das Längenwachstum der Sprosse und der Blätter gehemmt (Zwergwuchs), viele Blätter und ganze Sprosse getötet, so daß unregelmäßige Verzweigung entsteht, und hierdurch werden alle beobachteten Erschei-

nungen ungezwungen erklärt. Daß die Kronen die gegen die Leeseite allmählich aufsteigenden Gestalten erhalten, wird durch den Umstand verursacht, daß die näher nach der Windseite gelegenen Sprosse, sowohl tote als lebende, die auf der Leeseite befindlichen Teile gegen zu schnelle Lufterneuerung schützen. Wir werden also auch hier auf die wesentliche Bedeutung des Wassers für das Leben zurückgeführt.

Die Gefährlichkeit des Windes wird vermehrt, wenn die Wurzelthätigkeit der Pflanze zugleich durch die Kälte des Bodens gehemmt wird, so daß der Wasserverlust nicht oder schwierig gedeckt wird. Dieser Umstand ist namentlich in Polarländern und in Hochgebirgen wichtig. Die S. 26 erwähnte Spalierform der in diesen Gegenden wachsenden Sträucher kann auch durch den Wind verursacht werden, und oft sieht man sich die Sprosse gerade von der Windseite wegwenden.

Die Rasenbildung bei den Kräutern, die unter ähnlichen ungünstigen Verhältnissen in windigen, kalten Gegenden leben, kann offenbar in derselben Weise hervorgerufen werden (vgl. Kjellman, IV, S. 474, Figur von *Draba*). Selbst die arktischen Moose zeigen einen ähnlichen Bau (Kihlman). Jene Kräuter erhalten wegen Wassermangel kurze Sprosse und kleine Blätter, werden im ganzen sehr niedrig, zwergig; sie haben eine reiche Verzweigung, daher einen oft außerordentlich dichten Wuchs und sind im kleinen den Sträuchern eines Gestrüppes sehr ähnlich.

Daß die Trockenheit wirklich solche Formen hervorrufen kann, wird durch Pflanzen bestätigt, die in trocknen, heißen, aber ziemlich windstillen Wüstengegenden wachsen.

Auch die Querschnittsform der Baumstämme wird vom Winde beeinflusst, indem sie in der Windrichtung einen größeren Durchmesser erhält als senkrecht zu dieser.

Die Pflanzen haben natürlich eine verschiedene Widerstandskraft gegen den Wind. Die Bedeutung des Schutzes gegen den Wind wird dadurch einleuchtend. Einen solchen Schutz bieten im ganzen Erhöhungen im Gelände, sowie andere natürliche und künstliche Schutzwehren; ein genaues Studium wird oft lehren, daß nach der Dichtigkeit, der Höhe, dem Bau, den Entwicklungsverhältnissen und der Artenzusammensetzung eine sehr verschiedene Vegetation auf der Windseite und der Leeseite einer solchen Schranke

auftreten kann, selbst wenn diese nur ein unbedeutender Fels, ein Stein oder ein Strauch ist. Die Hügel in Jütland erscheinen, von Osten betrachtet, oft bewaldet, aber mit Heide bedeckt, wenn man von Westen über sie hinsieht. In unseren Buchenwäldern ist die Bodenvegetation an den Stellen, wo Licht und Wind einwirken können, verschieden von der an den Stellen, wo sie ausgeschlossen sind. Der Wind wirkt hier zugleich indirekt schädlich, indem er die Laubdecke wegführt, die den Boden schützt und in dessen Natur auf verschiedene Weise eingreift (15. Kap.), und indem er die Veränderung des Humus in Rohhumus veranlasst. Die arktische und die alpine Vegetation haben einen sehr wichtigen Schutz in dem Schnee (was z. B. Kihlman nachgewiesen hat), und da sich dieser besonders in den windstillen und ruhigeren Einsenkungen ablagert, wird die Vegetation in diesen auch aus diesem Grunde ein ganz anderes Gepräge erhalten, als an den höheren, sturmumbrausten Stellen (Näheres im 15. Kap.).

Die erwähnten Schutzwehren gegen den Wind sind topographisch. Viele Pflanzen haben durch Anpassung besondere Bauverhältnisse erworben, sowohl morphologische, als anatomische, wodurch sie geschützt werden. Hierher gehören namentlich Knospenschuppen, Deckhaare, alte Blatt- und Stengelreste, die lange sitzen bleiben, u. a., was später zu behandeln sein wird (vgl. auch S. 23).

Von den in Dänemark häufigen Bäumen sind folgende die abgehärtetsten: *Pinus montana* Mill., *Picea alba*, sowie einige Weiden- und Pappelarten, die daher auch die Arten sind, die hier für Waldkulturen auf Dünen und Heiden den größten Wert haben.

Verteilung der Vegetation. Es sei noch angeführt, daß, wenn viele Gegenden der Erde baumlos sind, dieses großenteils den Winden zuzuschreiben ist, aber auch zugleich der Kälte und anderen für das Wachstum ungünstigen Verhältnissen. Die Winde tragen so teilweise dazu bei, die polaren Waldgrenzen sowie die Höhengrenzen für Wald und Gebüsch in den Hochgebirgen abzustecken.

Die Bedeutung der Winde hat Kihlman (I) eingehend und anziehend behandelt.

Der Nutzen der Winde für die Vegetation muß besonders darin gesucht werden, daß ihr neue Kohlensäure zugeführt wird und daß die Windbestäuber, z. B. unsere Nadel- und Laubbäume, bestäubt und daß die Samen verbreitet werden; viele unserer ge-

meinen Bäume haben gerade Samenverbreitung durch den Wind, die meisten anderen solche durch Vögel.

6. Kap. Die Beschaffenheit des Nährbodens.

Von der Beschaffenheit des Nährbodens hängen die Standorte der Pflanzen, ihre topographische Verteilung, im höchsten Grade ab. **Der Wasserreichtum** des Bodens ist dessen **allerwichtigste** Eigenschaft.

Bei den Autophyten giebt es zwei sehr verschiedene Formen des Nährbodens: **Wasser** und **Erde (Boden)**. Beide müssen den Pflanzen Platz und Nahrung geben, sowie äußere Bedingungen für die Aufnahme und die Zubereitung der Nahrung enthalten; beide Formen besorgen dieses auf äußerst verschiedene Art und müssen jede für sich behandelt werden. Die Luft hingegen ist kein Nährboden für ein an sie besonders gebundenes Pflanzenleben, sondern nur ein einstweiliger Aufenthaltsort für Organismen, die fast alle unsichtbar, aber in unzähliger Menge vorhanden sind, welche nach den Jahreszeiten und den Örtlichkeiten wechselt, in der Nähe von menschlichen Wohnungen, namentlich in den großen Städten, am größten ist, auf Ozeanen, in Hochgebirgen und in Wäldern am kleinsten ist. Die wichtigste geographische Rolle der Luft ist, für zahllose Organismen Mittel und Weg zur Bewegung von einem Orte zum anderen zu sein (Luftströmungen).

Das Wasser im allgemeinen und seine für die ökologische Pflanzengeographie wichtigsten Eigenschaften werden am besten als Einleitung zu den hydrophilen Vereinen behandelt (3. Abschnitt). Die Eigenschaften des Bodens hingegen werden im folgenden erörtert; sie hängen von den physikalischen und den chemischen Verhältnissen der Bodenteile ab.

7. Kap. Der Bau des Bodens.

Der Begriff Boden wird hier in weitem Sinne gebraucht und umfasst 1) den festen Fels, 2) den losen, durch Verwitterung gebildeten Boden, sowie 3) den sekundären, von Verwitterungsprodukten an anderen Stellen gebildeten losen Schwemmlandsboden.

Die Eigenschaften der festen Felsen hängen von der Natur der Gesteinsart ab und können nach Härte, Porosität, Erwär-

mungs- und Ausstrahlungsvermögen sehr verschieden sein, was z. B. solche Gegensätze wie Granit-, Schiefer- und Kalkfels zeigen.

Durch mechanische Lockerung und chemische Zersetzung der Felsen entsteht loser Boden; die wirkenden Kräfte sind namentlich Wasser und Temperaturänderungen, sowie der Sauerstoff und die Kohlensäure der Luft. In gewissen Fällen spielen dabei niedere Pflanzen, z. B. Flechten und Bakterien, eine Rolle. Chemische Zersetzung und mechanische Lockerung gehen fast immer Hand in Hand.

Der Schwemmlandsboden entsteht durch Umlagerung und teilweise durch Trennung der verschiedenen Teile des Verwitterungsbodens; die umlagernden Kräfte sind namentlich Wasserströmungen (Alluvium) und Winde. Die Flüsse häufen an ihren Mündungen Massen loser Stoffe auf, die sie von den Gebirgen mitgeführt haben (Po, Nil, Ganges u. a.); die Gletscher haben in der Eiszeit riesige Bodenmassen nach anderen Stellen geschafft (z. B. in Dänemark und in Norddeutschland) und thun dieses noch gegenwärtig; das Meer führt in seinen Strömungen andere Massen mit sich. Der Wind lagert Sand aus dem Meere in der Form von Dünen ab, er führt auch feine Bodenteilchen von der Bodenoberfläche weg und lagert sie auf Stellen ab, wo es Schutz giebt (Löß).

Die Eigenschaften des losen Bodens hängen von vielen verschiedenen Verhältnissen ab, namentlich von der Feinheit, der chemischen Beschaffenheit, der Lagerung, dem Zusammenhange etc. der Bestandteile, was im folgenden näher behandelt wird.

Oft entstehen aus Schwemmlandsboden neue Gesteinsarten, z. B. Sandstein, Schiefer, Konglomerate, mit anderen Eigenschaften als beim ursprünglichen Fels und mit anderer Rolle im Haushalte der Pflanze.

Der lose Boden hat folgenden Bau: Er ist ein Gemisch von 1) festen Teilen, 2) Luft (8. Kap.) und 3) Wasser (9. Kap.).

Die festen Teile des Bodens sind:

a) Größere mineralische Teile, von Steinen verschiedener Größe und Menge bis zu äußerst kleinen Sandkörnern hinab; wird der Boden in Wasser geschlämmt, so schlagen sie sich schnell nieder.

b) Außerordentlich kleine, staubförmige Teile, die beim Schlämmen im Wasser lange schweben bleiben. Sie lassen sich von dem Sande sehr leicht abschlämmen.

c) Humusstoffe, die von toten Körpern oder von ausgeschiedenen Teilen der Pflanzen oder der Tiere stammen. Durch Oxydation verschwinden sie. Viele Humusstoffe zeigen ihre organische Herkunft deutlich und geben dem Boden eine meist schwarze oder dunkelbraune Farbe.

Diese dreierlei Bestandteile findet man fast in allen Bodenarten.

Alle Teile, die so groß sind, daß sie nicht durch ein Sieb mit 0,3 mm Lochweite gehen können, werden nach W. Knop Bodenskelett genannt (Grobsand, Kies und Steine, die durch das Sieb weiter in verschiedene Gruppen getrennt werden können), alle anderen Teile Feinerde. Namentlich die Feinerde spielt im Pflanzenleben eine Rolle, teils direkt als Pflanzennahrung, teils indirekt durch ihre Fähigkeit, wichtige Pflanzennahrungsstoffe zu absorbieren, und durch ihre rein physikalischen Eigenschaften. Beimischung von Steinen und Kies verändert jedoch die physikalischen Verhältnisse des Bodens bedeutend.

Porenvolumen. Die Mischung, die relativen Mengeverhältnisse und die Lagerung der genannten festen Bestandteile sind in verschiedenem Boden sehr verschieden. Diese lassen zwischen sich kleine Hohlräume (»Poren«). Die Summe dieser in einem gegebenen Boden befindlichen, nicht von festen Teilen erfüllten Räume nennt man sein Porenvolumen. Der Boden ist sehr reich an zusammenhängenden Räumen, die in desto höherem Grade Kapillarräume werden, je enger sie sind. Dieses erhält für die Vegetation große Bedeutung.

Diese Poren werden von Luft und Wasser je nach ihrer Größe und nach anderen Umständen in verschiedener Menge erfüllt. Im Gebiete des Grundwassers sind die Poren wohl fast ganz mit Wasser erfüllt; an der Oberfläche einer Sanddüne, die langer Trockenheit ausgesetzt war, haben wir den anderen Gegensatz: den größten Luftgehalt und die kleinste Wassermenge.

Einige Bodenarten sind mehr oder weniger krümelig oder können es werden, d. h. ihre verschiedenen Körnchen bleiben nicht einzeln, sondern vereinigen sich zu größeren Körnern oder Klümpchen, die man Krümel nennen kann. Man findet die Krümel besonders im Humus; sie werden nach Darwin, P. E. Müller u. a. oft durch die im Boden lebenden Tiere, namentlich durch Regenwürmer und Insektenlarven, hervorgebracht, indem sie deren Exkremente oder Klumpen solcher sind (vgl. 17. Kap.). Krümeliger Boden er-

hält andere Eigenschaften als der aus Einzelkörnern bestehende: er ist loser, wird leichter durchlüftet, nimmt Wasser leichter auf und lässt die Pflanzenwurzeln leichter hinabdringen. Beim Garten- und Ackerbau sucht man die Krümelbildung des Bodens zu befördern, indem man ihn umgräbt und pflügt, so daß sich sein Volumen durch physikalische Faktoren (besonders durch Frost) leichter ändert, und indem man anderen Boden oder andere Stoffe, namentlich Sand, Humus und Mergel beimischt, die seine Bindigkeit verändern.

Die Bindigkeit des Bodens. Die Kraft, womit die Bodenteilchen zusammenhängen, ist sehr verschieden; als Gegensätze können genannt werden: Die Düne, deren Sandkörner in trocknem Zustande ganz lose liegen, und der Thonboden; auch Humus hat geringe Bindigkeit. Man unterscheidet festen, strengen (schweren), mürben (milden), lockeren, losen und flüchtigen Boden; der feste wird durch Austrocknen hart, erhält Risse und bildet Krusten, wodurch die unterirdischen Teile der Pflanzen zerrissen werden können; die Teile des flüchtigen Bodens werden durch Austrocknen voneinander getrennt und sind so leicht, daß der Wind sie wegführen kann. Die Bindigkeit hängt unter anderem von der Größe und der chemischen Beschaffenheit der Körner ab; je kleiner die Körner, desto größer ist im allgemeinen die Bindigkeit. Der Wassergehalt hat ebenfalls Bedeutung.

Die Pflanzenformen und die Vegetation im ganzen werden von der Bindigkeit des Bodens deutlich beeinflusst. In losem Boden (wie Sand, Schlamm, Humus in Wäldern, *Sphagnum* u. ähnl.) wird die Bildung langer, reich verzweigter Wurzeln und langer, wagerechter, gestrecktgliedriger Erdsprosse (Ausläufer, Rhizome) begünstigt, sicher deshalb, weil der Widerstand, der während des Wachsens überwunden werden soll, gering ist; dadurch wird wiederum geselliges Auftreten befördert, und die Landschaft kann sogar eine besondere, gleichförmige Physiognomie erhalten, z. B. durch *Psamma* und *Elymus* in Dünen, *Phragmites* und *Scirpus lacuster* in Sümpfen. Der feste, stark bindige Thonboden hingegen, der durch Austrocknen hart wird und Risse erhält, passt für solche Pflanzen nicht gut; hier sind besonders Pflanzen mit senkrechten, kurzen, dicken Rhizomen (Knollen, Zwiebeln) oder mit mehrköpfigem Rhizom und mit Rasenbildung heimisch, z. B. auf den Campos Brasiliens. Der feste, plastische Thon ist für die Pflanzen kein günstiger Boden und kann,

wenn er unter anderen Schichten auftritt, ein fast undurchdringliches Hindernis für die Pflanzen bilden. Der feste Fels (ohne auflagernden losen Boden) ist für jene Pflanzen gleichfalls gar nicht passend, kann aber zulassen, daß sich Pflanzen der zweiten Art in seinen Spalten und Klüften ansiedeln, und trägt im übrigen nur solche Pflanzen, die sich durch besondere Haftorgane auf seiner Oberfläche festsetzen können.

Übrigens muß bemerkt werden, daß der Wurzelbau der verschiedenen Arten sehr wenig bekannt ist und daß in den Unterschieden des Wurzelbaues oft die Erklärung des Vorkommens der Arten zu suchen sein dürfte.

Die Kapillarität des Bodens spielt bei seiner physikalischen Beschaffenheit eine sehr große Rolle. Sie hängt besonders von der Größe und der Lagerung der Körner ab. Je kleiner die Körner und je dichter sie gelagert sind, desto größer ist die Kapillarität; krümeliger Boden hat geringere Kapillarität, als aus Einzelkörnern bestehender; Steine und Kies im Boden setzen gleichfalls die Kapillarität herab.

8. Kap. Die Luft im Boden.

Diese hat für das Pflanzenleben eine äußerst eingreifende Bedeutung; alle lebenden unterirdischen Teile brauchen (wie alle anderen lebenden Teile) Luft (Sauerstoff), um atmen zu können; in sehr nassem Boden ersticken gewöhnliche, an luftreichen Boden angepasste Landpflanzen, es finden besondere Fäulnisprozesse statt, und Humussäuren werden in größerer Menge gebildet (der Boden wird »sauer«). Die Durchlüftung des Bodens hängt wesentlich von seinem Bau ab; je poröser und loser er ist, desto leichter die Durchlüftung. Landmann und Gärtner bearbeiten den Boden mit Pflug und Spaten, durch Entwässern, Grabenziehen, Brachlegen unter anderem deshalb, um die Durchlüftung des Bodens zu veranlassen. Der holländische Landwirt senkt den Grundwasserspiegel seiner Wiesen in den Herbst- und Wintermonaten bis zu 1 m Tiefe, um den Boden zu durchlüften, aber in den übrigen Monaten (in der Vegetationszeit) nur bis zu ½ m, und dasselbe geschieht auf den Wiesen von Söborg auf Seeland (P. Feilberg, II).

Die Bodenluft, die im Boden befindliche Luft, ist von der

in der Atmosphäre etwas verschieden; sie enthält mehr Kohlensäure und weniger Sauerstoff, namentlich in den tieferen Schichten, und der Grund hierfür ist gerade die Atmung der unterirdischen Pflanzenteile, Pflanzen (Bakterien) und Tiere, sowie die Zersetzung der organischen Massen. Die Kohlensäuremenge ist übrigens verschieden nach dem Reichtum des Bodens an organischen Stoffen, nach der Vegetation, der Neigung und der Feuchtigkeit des Geländes, nach der Größe der Bodenteilchen, nach der Tiefe (die obersten Bodenschichten haben weniger Kohlensäure als die tieferen) und nach der Wärme (Jahreszeiten).

Der innere Bau der Pflanzenteile ist mit dem Luftgehalt im Einklange; in sehr nassem Boden können in der Regel nur solche Pflanzen gedeihen, die große innere Lufträume haben, welche in der ganzen Pflanze miteinander in Verbindung stehen und wodurch die Luft der Atmosphäre selbst zu den entferntesten Wurzelspitzen und Rhizomteilen gelangen kann (Wasser- und Sumpfpflanzen; Schachtelhalme in festem Thonboden); Näheres im 3. Abschnitte.

9. Kap. Das Wasser im Boden.

Das Wasser ist der dritte Bestandteil des Bodens. Es wird von den festen Bodenteilen angezogen und umgiebt sie mit einer dünneren oder einer dickeren Schicht, so daß die Luft im Wasser kleine Blasen bildet (vgl. Sachs, I, S. 171).

Die Wassermenge ist an verschiedenen Stellen und an derselben Stelle zu verschiedener Zeit sehr verschieden. Man unterscheidet folgende Stufen, die in der Regel nur schätzungsweise bestimmt werden: 1 = sehr trocken, 2 = ziemlich trocken, 3 = ziemlich frisch, 4 = frisch, 5 = etwas feucht, 6 = feucht, 7 = sehr feucht, 8 = ziemlich naß, 9 = naß, 10 = sehr naß (vgl. Hult, I). Bei feineren wissenschaftlichen Untersuchungen muß die Wassermenge in Prozenten des Bodengewichtes oder -volumens ausgedrückt werden. Der Wassergehalt des Bodens wird praktisch am allerbesten nach den auf ihm wachsenden Pflanzen beurteilt; denn kein Faktor hat einen solchen Einfluß auf die Verteilung der Arten, wie der Wassergehalt des Bodens.

Die Wassermenge im Boden ist für das Pflanzenleben wegen der S. 29 ff. behandelten außerordentlichen Bedeutung des Wassers

in der Ökonomie der Pflanze einer der allerwichtigsten direkten Faktoren. Das Wasser muß in gewissen, für jede Art bestimmten Grenzen vorhanden sein (bei Kulturpflanzen gewöhnlich nicht dauernd etwa über 60 %); zu viel oder zu wenig ist hier wie allenthalben schädlich. Die Bedeutung des Wasserreichtums des Bodens für das Pflanzenleben geht z. B. aus Versuchen von Fittbogen mit Hafer hervor; auf Boden, deren Feuchtigkeit zwischen 40 und 80 % wechselte, war in dem Ernteertrage kein großer Unterschied; aber bei einer Feuchtigkeit von 20 % wurde nur die Hälfte geerntet, und bei 10 % nur 1/8 jenes Ertrages.

Auch indirekt hat das Wasser Bedeutung, nämlich für das Tierleben, das sich im Boden entwickeln kann, und für die hier lebenden Bakterien; eine gewisse Feuchtigkeit ist für die Humusbildung notwendig.

Das Wasser im Boden ist 1. chemisch gebundenes Wasser, das in der Ökonomie der Pflanze keine Rolle spielt, 2. aus dem Wasserdampfe der Luft absorbiertes Wasser, 3. aus den Niederschlägen aufgenommenes und kapillar festgehaltenes Wasser, 4. emporgesogenes Grundwasser oder dieses selbst.

Das Grundwasser ist das über undurchlässigen Bodenschichten angesammelte Wasser, das sich nach dem Gesetze der Schwere bewegt oder in der Erde, ganz wie das oberirdische Wasser, in Seeen stehen bleibt. Die chemische Zusammensetzung, die Kapillarität, das Wasserleitungsvermögen etc. des Bodens haben hier Bedeutung; eine Thonschicht dient meist als Unterlage des Grundwassers, Sand und Kies lassen das Wasser hindurchgehen. Das Grundwasser kann viele lösliche Teile, besonders Kalksalze, enthalten, ist aber, wenn es tief liegt, in der Regel arm an Pflanzennahrungsstoffen (es ist rein), weil die oberen Schichten diese absorbiert haben; auch von Bakterien ist es rein, da diese in den oberen Bodenschichten abfiltriert worden sind.

Der Stand des Grundwassers und dessen Schwankungen nach den Jahreszeiten hängen teils von der Größe der Niederschläge, teils von der Menge der Verdunstung ab, sind von wesentlicher ökologischer Bedeutung und spielen besonders in den Wüsten eine sehr große Rolle. Seeen, Sümpfe und Wasserläufe sind eigentlich offene Grundwasserflächen, im Inhalte jedoch von dem tief lie-

genden Grundwasser, wovon sie ihre Wassermenge erhalten, sehr verschieden. In vielen Fällen liegt das Grundwasser für gewisse Pflanzen zu hoch, in anderen Fällen tritt es so tief auf, daß die Pflanzenwurzeln es weder unmittelbar noch mittelbar benutzen können, in noch anderen Fällen in einer solchen Tiefe, daß sie es zu gewissen Jahreszeiten erreichen können, zu anderen nicht. In diesen Fällen spielt der Umstand eine große Rolle, wie hoch das Wasser kapillar emporgehoben werden kann.

Der Stand des Grundwassers beeinflusst selbstverständlich die Wärme des Bodens (vgl. S. 57).

Es hat für die Vegetation Bedeutung, ob das Grundwasser steht oder langsam strömt; in stehendem Wasser wird der Sauerstoff schnell verbraucht, es werden Humussäuren gebildet oder durch anaerobe Bakterien Fäulnisprozesse eingeleitet (Buttersäuregärung u. a.); über stehendem Grundwasser findet man daher eine andere Vegetation als über langsam bewegtem. Der Unterschied zwischen Wiesen und Sumpfmooren beruht teilweise darauf, aber auch auf den Schwankungen des Grundwassers nach den Jahreszeiten.

Die Bedeutung des Grundwasserstandes erkennt man besonders klar z. B. in Dänemark. Hier sind die chemischen Unterschiede des von den Gletschern zermahlenen und angesammelten Bodens kaum so groß wie in Gebirgsländern, wo der Fels der Oberfläche nahe liegt und durch seine chemische Natur vielleicht auf die Vegetation einwirkt. Ein Beispiel hierfür liefern nach Feilberg die Sandebenen bei Skagen in Jütland. Grundwasser in 3" Tiefe im Sommer giebt hier eine *Juncus*-Vegetation und Moorbildung; bei solchem in 6" Tiefe spielen Moos und Cyperaceen noch eine Rolle, aber es beginnen Gräser zu erscheinen; bei 9" Tiefe werden diese vorherrschend; bei 12" tritt in gewöhnlichen Sommern normaler Graswuchs auf; bei 15" gedeiht Getreide in etwas warmen Sommern gut, bei 18—24" in kalten bis feuchten Sommern; bei 30—40" ist der Boden für Getreide unbrauchbar, und es entwickeln sich Trockenheitspflanzen. Andere Beispiele findet man bei demselben Forscher, der überhaupt die Bedeutung des Grundwasserstandes stärker als vielleicht die meisten anderen — und mit Recht — hervorgehoben hat, z. B. II, S. 270, wo angegeben wird, wie sich die Vegetation eines Gebietes mit dem Fallen des Grundwasserspiegels allmählich verändert. Viele Bäume erhalten auf einem Boden mit hochliegen-

dem Grundwasser ein besonderes Ausseres oder können gar nicht gedeihen. Andere Beispiele findet man bei Warming (V, VI, VII; in diesen Fällen muß jedoch näher untersucht werden, welche Rolle der Grundwasserstand und welche das Wasserhebungsvermögen u. a. Eigenschaften des Bodens spielen).

Auch periodische, mehrere Jahre umfassende Schwankungen im Grundwasserstande kennt man; sie sind von großer pflanzengeographischer Bedeutung. Hier sei auch an Blytts Theorie über wechselnde feuchte und trockne Erdperioden mit entsprechendem Wechsel der Vegetation erinnert.

Für die Teile des Bodens, die über dem Grundwasserspiegel liegen, sind folgende Eigenschaften für ihren Wasserreichtum wichtig: das Filtrationsvermögen des Bodens, seine Hygroskopizität, sein Wasserhebungsvermögen, seine Wasserkapazität sowie die Menge der Niederschläge (S. 32 ff.) und der Zufluß von Oberflächenwasser.

Das Filtrationsvermögen des Bodens. Die Niederschläge dringen nicht in allen Bodenarten gleich leicht hinab; der Unterschied zeigt sich z. B. deutlich, wenn man über Sand, Thon und Humus Wasser ausgießt. Folgende Faktoren spielen hierbei eine Rolle: Die Kapillarität des Bodens, die Art und die Trockenheit der Bodenteilchen.

Je stärker die Kapillarität ist, desto langsamer sinkt das Wasser ein. Sehr feinkörnige Boden, besonders Thon- und gewisse Humusboden, sind für Niederschläge fast undurchdringlich, wenn die Körner dicht gelagert sind, und umgekehrt sinken die Niederschläge desto leichter ein, je grobkörniger und loser der Boden ist. Falls der Boden reich an größeren Steinen oder an Spalten und Löchern ist, z. B. an Regenwürmergängen, so wird dieses auf die Geschwindigkeit des Einsinkens einwirken: Steine machen sie geringer, Spalten und Löcher größer.

Im übrigen dringt das Wasser am leichtesten in Quarzsand, schwieriger in Humus, am schwierigsten in Thon ein. Thonboden lässt also sowohl wegen der Feinheit als auch wegen der sonstigen Natur seiner Teile Wasser schwierig einsickern.

Sind die obersten Erdschichten sehr trocken, so vergeht einige

Zeit, bevor sie so benetzt werden, daß das Wasser einzusickern beginnen kann.

Das Eindringen des Wassers ist für die Vegetation wichtig, namentlich in regnerischen Zeiten.

Die Hygroskopizität des Bodens. Jeder poröse und trockne Boden kann Wasserdampf absorbieren, aber in sehr verschiedenem Grade. Die Größe der Hygroskopizität hängt von der Porosität und der Temperatur des Bodens ab. Auch die chemische Beschaffenheit der Bodenteile spielt eine Rolle, was z. B. folgende Versuche von Schuebler zeigen. 5 g Quarzsand nahmen in 72 Stunden kein Wasser auf, Kalksand nahm 0,015 g, Ackererde 0,1 g, Thonboden 0,245 g, Humus 0,6 g Wasser auf.

Es ist übrigens nicht ganz sicher, ob die beobachtete Aufnahme von Wasserdampf wirklich einer Absorption durch den Boden und nicht vielmehr einer Art Taubildung bei wechselnder Temperatur des Bodens zuzuschreiben sei (P. E. Müller, Ebermayer).

Der aufgenommene Wasserdampf wird für die Pflanzen immer zuträglich sein, weil er nur aufgenommen wird, wenn die Erde trocken ist; nie kann er zu viel Wasser zuführen. Aber anderseits ist er allein nicht im stande, trockne Erde mit Wasser zu versehen, das für die Pflanzen hinreicht; diese verwelken, bevor der Wassergehalt des Bodens so sehr gesunken ist, daß eine Absorption des Wasserdampfes stattfindet.

Das Wasserhebungsvermögen des Bodens. Das Vermögen des Bodens, aus den tieferen Schichten Wasser emporzuheben, ist für das Pflanzenleben selbstverständlich von Bedeutung. Es muß zwischen der Höhe und der Geschwindigkeit unterschieden werden, wohin und womit das Wasser gehoben wird. Sie hängen unter anderem von der Kapillarität und der Beschaffenheit der Körner ab. Quarzsand hebt das Wasser schnell, Thonboden und andere sehr feinkörnige Boden heben es langsam, Kalksand und Humus ziemlich schnell. Aber die Steighöhe ist bei Sandboden am kleinsten (nach Versuchen von Ramann bei feinkörnigem Sande nur ca. 40 cm über dem Grundwasserspiegel), größer bei Thonboden und am größten bei Torfboden. Werden die Körner eines Bodens über 2—3 mm groß, so werden seine Poren zu groß, um kapillar wirken zu können.

Das Wasserhebungsvermögen wird für die Vegetation namentlich dann wichtig, wenn die Verdunstung von der Bodenoberfläche

stark wird. Im übrigen kann ein geringes Wasserhebungsvermögen für wasserarmen Boden nützlicher sein als ein starkes, weil der Boden dann nicht leicht austrocknet.

Unter der Wasserkapazität des Bodens versteht man sein Vermögen, tropfbarflüssiges Wasser aufzunehmen und festzuhalten. Sie wird durch die Wassermenge gemessen, die ein gewisses Gewicht oder besser ein gewisses Volumen Boden festhalten kann, und hängt von der Adhäsion des Wassers an den Bodenteilen ab, die nach der Kapillarität des Bodens und nach der Natur der Körner verschieden ist.

Die Wasserkapazität ist desto größer, je zahlreicher und feiner die Kapillarräume im Boden sind und je gleichförmiger ihre Größe ist, weil die adhärierende Oberfläche dadurch wächst. Quarzsand mit 1—2 mm Korngröße hält nur etwa 1/10 von dem fest, was solcher von 0,01—0,07 mm Korngröße festhalten kann (Wollny).

Die Wasserkapazität ist nach Versuchen (Schuebler, Wollny) bei Quarzsand am geringsten, bei Kalksand größer, bei Thonboden und feinem, reinem Kalkboden noch größer, bei den Humusboden am größten. Bei diesen wird die Wassermenge unter anderem durch das Imbibitionswasser, das sich in den organischen Teilen findet, vermehrt; Torfboden hat von allen Bodenarten die größte Wasserkapazität.

Einige Bodenarten zeigen eine so starke Adhäsion des Wassers, daß sie bei Wasserzufuhr die Zwischenräume zwischen ihren festen Teilen erweitern und also ihr Volumen vergrößern d. h. daß sie quellen und sich umgekehrt bei Wasserverlust zusammenziehen, womit eine Veränderung der Eigenschaften verbunden ist; naß sind sie weich und teilweise plastisch, trocken hart und spröde. Dieses gilt namentlich von Thon- und Torfboden.

Im allgemeinen ist der Boden nicht mit Wasser gesättigt (außer natürlich in Sümpfen und an ähnlichen Stellen in der Nähe des Grundwassers); in mit Vegetation bedecktem Boden wird das Maximum der Kapazität nicht erreicht werden, weil die Pflanzen wegen der Transpiration beständig Wasser verbrauchen. Viele Pflanzen gedeihen nur in Boden, der nicht mit Wasser gesättigt ist.

Die Austrocknung des Bodens hängt von verschiedenen Faktoren ab, teils von den erwähnten Eigenschaften des Bodens,

teils vom Wasserverbrauche der Pflanzen und der Tiere, teils von der Verdunstung.

Die Verdunstung hat selbstverständlich auf den Wasserreichtum des Bodens und dadurch auf den Haushalt und die Beschaffenheit der Pflanzendecke großen Einfluß. Der Boden hält eine gewisse Menge Wasser zurück, selbst wenn er der stärksten natürlichen Verdunstung ausgesetzt wird. Die Kraft, womit das Wasser festgehalten wird, ist für die Vegetation von großer Bedeutung. Die Faktoren, die auf die Verdunstung einwirken, sind teils innere, teils äußere.

Innere Faktoren sind solche, die an den Boden selbst gebunden sind, also der Bau des Bodens, die Form der Bodenoberfläche (rauh oder glatt) etc. Aus losem Boden verdunstet weniger Wasser als aus festem; Krümelbildung setzt die Verdunstung herab. Boden mit mittelgroßen Körnern lässt am meisten Wasser verdunsten, großkörniger Boden wenig.

Auch Farbe und Art des Bodens spielen eine Rolle. Aus Quarzsand und Humusboden ist die Verdunstung am schnellsten, aus Kalksand und Thonboden am langsamsten; Masure konnte Sand und Humus in 3 Tagen so weit wie möglich austrocknen, Thonboden und Kalk in 7 Tagen. Aber die Menge des in einer gegebenen Zeit verdunsteten Wassers ist desto größer, je größer die Wasserkapazität des Bodens ist; hier steht Humus obenan und Quarzsand zu unterst. In einem Versuche von Masure hielt Humus 41 %, Sand nur 2,1 % zurück. Die Verdunstung ist aus einem mit Wasser gesättigten Boden größer als aus einer gleich großen Wasserfläche.

Zu den äußeren Faktoren, die auf die Verdunstung aus dem Boden einwirken, müssen gerechnet werden: Das Sättigungsdefizit der Luft (vgl. S. 30), der Neigungsgrad und die Neigungsrichtung (die Exposition) der Oberfläche, die Stärke und die Trockenheit der Winde (S. 37), sowie die Vegetation der Oberfläche.

Eine Pflanzendecke vermehrt die Größe der Oberfläche und verbraucht ununterbrochen Bodenwasser, das durch Verdunstung aus den Blättern und anderen oberirdischen Teilen entweicht. Ein bewachsenes Feld trocknet schneller aus als ein Brachfeld (natürlich unter gleichen übrigen Umständen). Die Pflanzendecke trocknet in ihrer Vegetationszeit den Boden aus, aber in verschiedenem Grade je nach den Wärmeverhältnissen und der Art der Pflanzen (Kräuter

trocknen stärker als Bäume aus, Gräser trocknen besonders stark aus); aus Versuchen von Colding geht hervor, dass kurzes Gras bei Kopenhagen im April bis September viel mehr Wasser verbraucht, als die Niederschläge betragen. Feilberg (II) hat diese für die Monate Mai, Juni, Juli und August auf eine Tönde (0,55 Hektar) Land und auf einen Tag ungefähr zu 400, 500, 350 und 300 Kubikfuß berechnet; diese Zahlen sind natürlich nur annähernd und ändern sich nach den Verhältnissen. Der Wassergehalt des Bodens nimmt also vom Frühjahre zum Herbste ab; in dieser Jahreszeit ist er am kleinsten und kann 5 bis 7 % weniger betragen als im Frühjahre, worauf er im Winter zunimmt, bis das Pflanzenleben aufs neue erwacht. Die Unterschiede zwischen den Arten beruhen teils auf der Größe der Summe der Blattflächen und auf dem Blattbau, teils auf der Natur des Wurzelsystemes, darauf, ob dieses nahe der Oberfläche oder tief liegt; verschiedene Arten werden in Wäldern dadurch zu Unkräutern, dass sie das Wasser verbrauchen, bevor es die Baumwurzeln erreicht. Hierdurch kann auch erklärt werden, daß eine Art auf demselben Standorte oft weniger geschützt ist als eine andere.

Die Wurzeln können das Bodenwasser übrigens nur bis zu einem gewissen Grade verbrauchen. Je mehr der Wassergehalt eines Bodens abnimmt, desto stärker wird der Rest des Wassers festgehalten, und zuletzt kommt ein Punkt, wo die Pflanze kein Wasser mehr aufnehmen kann, obgleich vielleicht noch große Mengen zurückgeblieben sind. Sachs hat dieses durch Versuche mit Tabakspflanzen nachgewiesen (I, S. 173), Eine junge Pflanze begann zu welken, als der Boden (dunkler Humus) noch 12,3 % seines Trockengewichtes Wasser enthielt; die Wasserkapazität des Bodens wurde durch sein Trocknen bei 100° zu 46 % jenes Gewichtes bestimmt; also hat die Pflanze nur 33,7 % aufnehmen können, der Rest war ihr unzugänglich. Unter ähnlichen Verhältnissen welkten die Pflanzen in Lehmboden und in Sandboden, als diese noch 8 und 1,5 % enthielten. Nach Versuchen von Heinrich begannen Pflanzen in grobkörnigem Sandboden erst zu welken, als der Wassergehalt auf 1,5 % gesunken war, aber in Torfboden welkten sie bereits, als der Wassergehalt 47,7 % war.

Eine tote Decke wirkt auch auf die Verdunstung ein (vgl. 15. Kap.).

Die Bedeutung des Bodenwassers für die Pflanzenformen. Ausser dem S. 29 über die Bedeutung des Wassers überhaupt angeführten sei hier noch erwähnt, daß die Bildung von Beiwurzeln aus niederliegenden Sprossen offenbar durch Feuchtigkeit begünstigt wird: man trifft nirgends eine so reiche und häufige Beiwurzelbildung wie an feuchten Stellen. Dieses wirkt auch auf die Lebensdauer der Individuen ein; einjährige Arten werden an solchen Orten seltener.

Ferner verzweigen sich die Wurzeln in feuchtem Boden mehr als in trocknem. Auch auf die Wurzelhaarbildung hat das Wasser Einfluß (Fr. Schwarz; vgl. 3. Abschn., 2. Kap.).

Was die Formen der Wurzeln betrifft, so haben bekanntlich viele »Wasserwurzeln« eigentümliche Formen (vgl. z. B. Sachs, I), aber die wirkenden Ursachen kennt man nicht näher.

10. Kap. Die Wärme des Bodens.

Die Wärme des Bodens ist ein geographischer Faktor von großer Bedeutung. Außer dem S. 20 ff. über die Bedeutung der Wärme im ganzen angeführten sei hier erwähnt, daß die Wurzelthätigkeit von der Bodenwärme abhängt und mit steigender Wärme bis zu einem gewissen Optimum größer wird. Eine Pflanze kann in einem mit Wasser gesättigten Boden welken, wenn dessen Wärme unter einen gewissen Grad sinkt, weil die Wurzeln kein Wasser aufnehmen können, und Pflanzen können wegen zu niedriger Bodenwärme erfrieren, selbst wenn sie weit niedrigere Luftwärme aushalten können; Rotbuche, Eiche und Esche können — 25° Luftwärme ertragen, aber die feineren Wurzeln erfrieren bei — 13 bis —16° (Mohl). Manche Stelle in den Hochgebirgen und den Polarländern würde sicher pflanzenlos sein, wenn die Bodenwärme nicht vorhanden wäre; denn diese kann stellenweise die Luftwärme bedeutend übersteigen. Messungen der Wärme der Bodenoberfläche in den genannten Gegenden haben Saussure, die Brüder Schlagintweit, John Ball u. a. angestellt.

Die Bodenwärme ist sicher der Grund für verschiedene pflanzengeographische Merkwürdigkeiten. Der Unterschied in der Bodenwärme soll die Höhenzonen in den Alpen umkehren können und

z. B. Gestrüppe von *Pinus montana*, *Picea excelsa* und *Larix decidua* unterhalb stattlichen Hochwaldes hervorbringen (Krasan).

Die gestaltende Rolle der Bodenwärme ist nur wenig bekannt. Jedoch hat z. B. Vesque (I) durch Versuche nachgewiesen, daß hohe Bodenwärme Saftreichtum hervorruft (kurze und dicke Wurzeln, Stengel und Blätter), vielleicht weil die Wurzelthätigkeit durch die Wärme leidet. Auch Prillieux kam zu dem Ergebnis, daß hohe Bodenwärme direkt Knollen hervorbringt. Dadurch wird es leichter verständlich, weshalb Sukkulenten oft auf Fels wachsen, zwischen Gestein oder auf Boden, der leicht erwärmt wird.

Zwergwuchs wird die Folge niedriger Bodenwärme sein können, wenn hierdurch die Menge des aufgenommenen Wassers und damit die der aufgenommenen mineralischen Nahrung vermindert wird; dieser Faktor wirkt wahrscheinlich bei dem in der subglacialen Vegetation allgemeinen Zwergwuchse mit. Schon S. 27 wurde erwähnt, daß heterothermischer Boden niederliegende Sprosse mit Rosettenbildung hervorruft, während homothermischer schlanke und hohe Pflanzen hervorbringt, was Krasan für *Pinus*, *Juniperus*, *Asperula longiflora* u. a. nachgewiesen hat. Der heterothermische Boden soll blaubereifte Sproßteile, Verkürzung der Entwicklungszeit u. a. und dadurch Spaltung von Arten in mehrere neue hervorrufen.

Die Quellen der Bodenwärme sind wesentlich folgende: 1) Die Sonnenwärme; nach Krasan spielt 2) die eigene Wärme der Erde eine nicht unwichtige Rolle; endlich können auch 3) die Absorption von Wasserdämpfen in den Poren des Bodens und 4) chemische Prozesse im Boden (besonders Fäulnis) einwirken; diese Prozesse erhalten namentlich in kalten Ländern Bedeutung.

Für die Erwärmung des Bodens und dadurch für das Pflanzenleben sind selbstverständlich auch solche Faktoren wichtig, die die Abkühlung fördern oder hindern (Ausstrahlung, Verdunstung, Wärmeleitung etc.), sowie andere Faktoren, die kurz behandelt werden sollen. Davon beziehen sich die unter 1—3 besprochenen auf die Sonnenwärme, die anderen namentlich auf den Boden selbst.

1. Die Zugänglichkeit der Sonnenwärme. Namentlich in den Polarländern spielt das direkte Sonnenlicht eine hervorragende Rolle, was die Verteilung der Vereine in der Landschaft

deutlich zeigt. Die Erwärmung des Bodens spielt hierbei eine größere Rolle als die Luftwärme (S. 28).

2. Der Einfallswinkel der Sonnenstrahlen. Je senkrechter sie einfallen, desto stärker ist die Erwärmung (proportional dem Kosinus des Einfallswinkels). Die geographische Breite, der Neigungswinkel und die Neigungsrichtung (Exposition) des Geländes greifen hierbei ein. In unseren Breiten sind SW-, S-, SE-Abhänge am wärmsten, NE-, N-, NW-Abhänge am kältesten.

Die unter 1 und 2 angeführten Verhältnisse rufen in der Verteilung der Vereine große Unterschiede und zwar unter allen Breitengraden hervor. Man beobachtet z. B. nicht nur in Grönland, daß die südlichen Seiten einer Bergkette mit einer offenen Xerophytenvegetation wie verbrannt dastehen können, während die nördlichen Seiten gleichzeitig von dichten, frischgrünen Moosteppichen bedeckt sind, in die sich einzelne Blütenpflanzen eingestreut finden und die im Sommer von dem langsam schmelzenden Schnee befeuchtet werden (Warming, V); auch in den Mittelmeerländern sieht man z. B. die xerophile mediterrane Vegetation mit ihren eigentümlichen Formen und ihrer frühen Blütezeit auf den südlichen Seiten der Berge herrschen und auf diesen hoch hinaufsteigen, während die mitteleuropäische Vegetation mit ihrer langsameren Entwicklung den nördlichen und kühleren Seiten ihr Gepräge giebt (Flahault, III). Selbst in der Nähe des Äquators, z. B. in Venezuela (unter 10° n. Br.), beobachtet man zwischen südlichen und nördlichen Abhängen die ausgesprochensten Unterschiede; man trifft bei Caracas ostwestlich gerichtete, niedrige Erosionsthäler oder Falten im Gelände, die auf den südlichen Abhängen so pflanzenarm sind, daß fast nur der rote Thon der Flur die Farbe giebt, während eine dichtere und höhere Vegetation die nördlichen Abhänge bedeckt.

Es sei noch angeführt, daß die Schneegrenze auf der Süd- und der Nordseite eines Gebirges sehr ungleich hoch liegen kann, daß die Höhengrenzen vieler Pflanzen von der Exposition abhängen, z. B. die der Rotbuche in den Alpen; die Höhengrenze der Rotbuche ist in Südbayern nach Sendtner gegen SE am höchsten, gegen NE am niedrigsten. Die Arten steigen auf der Südseite der Gebirge gewöhnlich weit höher hinauf, als auf der Nordseite (z. B. in den Pyrenäen nach Bonnier). — Obiges wird hinreichen, um zu zeigen, wie die Wärme, in diesem Falle zunächst die Bodenwärme (aber

Luftwärme und Bestrahlung können davon nicht getrennt gehalten werden) von den genannten Verhältnissen abhängt.

3. Die Dauer der Bestrahlung. In dieser Dauer sind die Tropen und die Polarländer sehr verschieden, jedenfalls in der Verteilung des Lichtes nach den Jahreszeiten.

4. Die chemische Beschaffenheit des Bodens. Die Wärmekapazität des Bodens ist nach seiner chemischen Natur verschieden. Am leichtesten wird Quarzsand, am schwierigsten Torfboden erwärmt; zwischen beiden stehen Kalksand, Thonboden etc. Die Wärmekapazität des Quarzsandes beträgt nur 0,2, die des Torfes etwa 0,5 (Wasser = 1).

5. Die Farbe des Bodens. Dunkler Boden wird leichter und stärker erwärmt als heller, natürlich unter gleichen übrigen Umständen. Humboldt fand, daß schwarzer Basaltsand auf der Insel Graziosa eine Temperatur von 51,2° C., weißer Quarzsand jedoch unter gleichen Umständen nur 40° erreichte. Bei der Ausstrahlung verhält es sich umgekehrt: dunkler Boden kühlt sich nachts schneller ab als heller Boden, wird aber nicht kühler als dieser.

6. Die Porosität des Bodens. Ein stark poröser, kiesiger Boden (heterothermischer Boden, nach Krasan) wird die Sonnenwärme rasch absorbieren und auf seiner Oberfläche stark erwärmt werden, aber die Wärme geht durch Ausstrahlung ebenso leicht wieder verloren. Luftreicher Boden leitet die Wärme schlecht, desto schlechter, je luftreicher er ist, weil die Luft ein schlechter Wärmeleiter ist; fester Boden leitet gut. In Felsenboden ist die Wärmeleitungsfähigkeit größer und gleichmäßiger (homothermischer Boden, Krasan), und hat nach der Art des Gesteines eine verschiedene Geschwindigkeit. Der Karstkalk z. B. ist wegen seiner gleichförmigen Dichtigkeit und seiner Trockenheit ein vorzüglicher Wärmeleiter. Ferner sind Granit, Basalt und andere krystallinische Gesteine gute Leiter. In heterothermischem Boden giebt es viel größere Extreme in den Wärmegraden; die Sommerwärme dringt zu geringerer Tiefe hinab und geht im Winter schneller verloren.

7. Der Wasserreichtum des Bodens spielt bei der Bodenwärme wohl von allen Faktoren die größte Rolle, indem bei der Erwärmung und der Verdunstung des Wassers Wärme verbraucht wird. Das Wasser hat eine weit größere Wärmekapazität als die Bodenarten. Je wasserreicher, desto kälter ist der Boden; trockner Boden

wird leichter erwärmt als nasser; aber wasserreicher Boden hält anderseits die Wärme länger fest als trockner Boden, weshalb er im Herbste wärmer ist als trockner Boden. Sandboden sind »warm«, weil sie schnell das Wasser verlieren und erwärmt werden; Thonboden sind »kalt«. Wasserreicher Boden leitet auch die Wärme nach dem Untergrunde besser als trockner. Alle diese Verhältnisse haben z. B. für die Entwicklung der Vegetation im Frühjahre große Bedeutung.

Der gefrorene Boden, den man in den Polarländern mehr oder weniger tief unter der Oberfläche trifft, spielt natürlich für die Vegetation eine große Rolle, teils dadurch, daß sich die Wurzeln von ihm wie von Felsenboden wegbiegen (und vielleicht auch wegen der Thermotropie der Wurzeln), teils dadurch, daß die Kälte die Wurzelthätigkeit herabsetzt.

8. Die Beschaffenheit der Vegetation wirkt auf die Bodenwärme ein, namentlich auf ihre Dichtigkeit, indem sie den Boden mehr oder weniger der unmittelbaren Erwärmung entzieht und mehr oder weniger auf die Verdunstung aus dem Boden und auf seine Ausstrahlung einwirkt (vgl. 9. und 16. Kap.).

9. Die eigene Wärme der Erde. Eine besondere Erwähnung verdient Krasans Ansicht. Er geht davon aus, daß zum wesentlichsten Teile die eigene Wärme der Erde, nicht die Sonnenwärme, auf die Vegetation einwirke, und meint, daß organische Wesen wie die gegenwärtig lebenden ohne die Erdwärme nicht bestehen könnten. Diese wirkt indessen nicht überall gleichmäßig; ihre Wirkungen hängen von den physikalischen Verhältnissen des Bodens, namentlich von der Wärmeleitung und der Wärmestrahlung, ab. Es besteht hierin ein großer Unterschied z. B. zwischen Kalkfels und losem Sandboden; jener leitet die Wärme gut und strahlt wenig aus, dieser verhält sich umgekehrt. Auch das Relief der Oberfläche ist von Bedeutung; spitze und zerklüftete Gebirgsmassen strahlen mehr Wärme aus, als ein flaches Gelände oder als zusammenhängende, kompakte Gebirgsmassen, und die Höhengrenzen der Arten können hiervon wesentlich beeinflusst werden. Das Auftreten der Bergheide in den südöstlichen Kalkalpen meint Krasan sogar ganz durch die Verhältnisse der Bodenwärme erklären zu können; sie ist an Dolomitgrus und Sand gebunden. Auch die Mächtigkeit der oberen Bodenschichten spielt natürlich eine Rolle.

Im Anschluß hieran sei erwähnt, daß man bei Zwickau wegen der Wärme langsam brennender Steinkohle subtropische Pflanzen im Freien hat ziehen können.

Über das Verhältnis zwischen der Wärme des Bodens und der Luft sei angeführt, daß die Wärme der Bodenoberfläche in der wärmsten Zeit des Tages oft die der Luft weit übersteigt; nachts ist es umgekehrt. In der kalten Jahreszeit ist die Wärme des Bodens durchschnittlich höher als die der Luft, weil der Boden in höherem Grade Wärme absorbiert. Die Wärmeschwankungen können in den oberen Bodenschichten groß sein und sind hier größer als in den tieferen; sie hören zuletzt in einer gewissen Tiefe ganz auf, wo eine konstante Temperatur herrscht, die Mitteltemperatur des Landes (in Dänemark 7,4 ° C. etwa in 25 m Tiefe).

II. Kap. Die Mächtigkeit des Bodens. Die oberen Bodenschichten und der Untergrund.

Die Mächtigkeit des Bodens, d. h. die Dicke der losen Bodenschichten über dem festen Fels spielt selbstverständlich für die Pflanzen eine große Rolle. Große Vegetationsunterschiede zeigen flachgründiger Boden, wo der Fels in sehr geringer Tiefe liegt, und tiefgründiger, wo dieses nicht der Fall ist: die Tiefe wirkt nämlich auf die Erwärmung, die Wasserführung, die Nahrungsmenge, das Wachstum der Wurzeln etc. ein. Auf flachgründigem Boden liebt die Vegetation mehr die Trockenheit und ist von klimatischen Änderungen abhängiger, als auf tiefgründigem; der flachgründige Boden bringt keine so kräftige Vegetation hervor wie ein ähnlicher tiefgründiger, und diese leidet in trocknen Zeiten leichter.

Im Boden unterscheidet man ferner die oberen Bodenschichten von dem Untergrunde. Zu jenen muß der vollständig verwitterte oberste Teil des Bodens gerechnet werden, der in der Regel mehr oder weniger mit Humus vermischt und von Pflanzen und Tieren bearbeitet worden ist, von Licht, Wärme und Luft mehr beeinflusst wird und an Nahrung, unter anderem wegen des Absorptionsvermögens des Bodens, reicher ist. Unter Absorptionsvermögen versteht man die Eigenschaft des Bodens, daß er, namentlich die Feinerde, teils durch chemische Anziehung, teils

durch Oberflächenanziehung (physikalische A.) gewisse, in Wasser lösliche Pflanzennahrungsstoffe, die durch ihn filtriert werden, festzuhalten vermag, so daß sie nicht oder äußerst langsam ausgewaschen werden können; diese Pflanzennahrungsstoffe sind gerade die seltensten und wichtigsten: Phosphorsäure, Kali und Ammoniak, während Salpetersäure, meist auch Kalk und Eisen von Regenwasser leicht ausgewaschen werden. Der Boden hat ein bemerkenswertes Vermögen, die Beschaffenheit des Bodenwassers zu regulieren. Gewöhnlich wird dieses eine sehr schwache Lösung sein, deren Konzentrationsgrad nach den Umständen schwankt. Die Bodenarten haben verschiedenes Absorptionsvermögen. Auch aus der Luft können gewisse Boden, z. B. Thonboden, Nahrungsstoffe aufnehmen, indem sie Ammoniak absorbieren.

Das Verhältnis zwischen den oberen Bodenschichten und dem Untergrunde ist sehr wichtig; sowohl die Mächtigkeit, als der Wassergehalt und andere Eigenschaften der oberen Bodenschichten spielen eine Rolle; im großen und ganzen scheint es, daß das Verhältnis für das Pflanzenleben desto günstiger ist, je entgegengesetzter die Eigenschaften des Untergrundes nach Wasseraufsaugung und Wassergehalt gegenüber denen der oberen Bodenschichten sind. Dehérain stellt folgende Reihe auf:

Leichter Boden mit durchlässigem Untergrunde ist ganz vom Klima abhängig. Ist dieses trocken, so kann er äußerst unfruchtbar sein; an mehreren Stellen Frankreichs wachsen auf solchem Boden Nadelwälder, die ja nur eine geringe Transpiration haben. Sind die Niederschläge reichlich, oder wird der Boden bewässert, so kann er eine stattliche Vegetation tragen.

Leichte Boden mit undurchlässigem Untergrunde. In einem mittelfeuchten Klima haben solche Boden sehr verschiedenen Wert, je nachdem sie geneigt sind, so daß das Wasser abfließt, oder wagerecht sind; jene Boden tragen oft eine vorzügliche Vegetation, diese können sehr sumpfig und zum Ackerbau untauglich sein.

Schwere Boden mit durchlässigem Untergrunde sind in der Regel fruchtbar, da das überflüssige Wasser in den Untergrund einsickert.

Schwere Boden mit undurchlässigem Unter-

grunde tragen Sumpf-Vegetation und müssen entwässert werden, wenn sie bebaut werden sollen.

Da die Beschaffenheit des Untergrundes oft überaus rasch wechselt, sieht man sich den Charakter der Vegetation oft auf sehr kurzen Strecken gänzlich ändern. Die Neigung des Bodens kann die Bedeutung des Untergrunds wesentlich verändern, wie sie überhaupt für die Güte des Bodens von großer Wichtigkeit ist.

12. Kap. Die Nahrung im Boden.

Die Pflanze bezieht ihre Nahrungsstoffe teils aus der Luft, teils aus dem Nährboden. Es ist also klar, daß dessen Verschiedenheiten eine hervorragende ökonomische Rolle spielen müssen. Vom Wasser wird im 3. Abschnitte die Rede sein; hier wird zunächst der Boden behandelt.

Der Boden bereitet erstens in Verbindung mit der besonderen Thätigkeit der Wurzeln, die bei verschiedenen Arten als verschieden angenommen werden muß, die Nahrung zu, die dreierlei Bestandteile enthält: 1) Feste, mineralische Teile, 2) in Wasser aufgelöste Salze, 3) Humusstoffe, d. h. organische Stoffe, die aus Abfällen und zersetzten Teilen von Pflanzen und Tieren stammen. Zweitens sammelt der Boden durch Absorption in den oberen Bodenschichten Nahrung an (11. Kap.).

Notwendig nennt man solche Nahrungsstoffe, die die Pflanzen zu ihrer normalen Entwicklung durchaus brauchen. Bei den bisher untersuchten höheren Pflanzen sind es im ganzen nur 10 Elemente: Sauerstoff, Wasserstoff, Kohlenstoff, Stickstoff, Phosphor, Schwefel, Eisen, Kalium, Calcium und Magnesium. Fehlt einer dieser Stoffe im Boden in passenden chemischen Verbindungen, so treten pathologische Zustände ein. Außerdem nehmen alle Pflanzen verschiedene andere Stoffe auf, deren Nutzen im ganzen zweifelhaft ist, die aber nicht als bedeutungslos angesehen werden dürfen; diese können z. B., wenn sie vorhanden sind, bewirken, daß gewisse notwendige Stoffe in geringerer Menge gebraucht werden, als dann, wenn sie fehlen (Wolff u. a.).

Außer der Beschaffenheit der Nahrungsstoffe ist auch deren Menge wesentlich. Ist ein Stoff unter einem gewissen Minimum vorhanden, so gedeiht die Pflanze nicht; aber die Arten sind

sehr verschieden anspruchsvoll; verschiedene Arten nehmen verschiedene Mengen auf (einer der Gründe, weshalb der Landmann Fruchtwechselwirtschaft betreibt). Der Praktiker unterscheidet zwischen magerem und kräftigem Boden.

Bedeutung für die Pflanzenformen haben sowohl die Menge als die Art der Nahrungsstoffe. Nahrungsmangel (d. h. unzureichende Menge eines oder mehrerer Stoffe) kann einer der Gründe für Zwergwuchs sein; dieses ist durch viele physiologische Versuche und draußen in der Natur, z. B. auf Heiden und anderen mageren Boden, nachgewiesen worden. Die Menge eines einzelnen Stoffes kann hier den Ausschlag geben. Es gilt als allgemeines Gesetz, daß die Größe des Ertrages, insoweit er von den Nahrungsstoffen abhängt, von dem Nahrungsstoffe bestimmt wird, der der betreffenden Pflanzenart in verhältnismäßig geringster Menge zur Verfügung steht (Liebigs Gesetz des Minimums).

Wenn ein Nahrungsstoff in so geringer Menge vorhanden ist, daß der Ertrag aus diesem Grunde verringert wird, so wird der betreffende Stoff (nach der Atterbergschen Regel) auch in der Pflanze in verhältnismäßig geringerer Menge vorhanden sein, als die Nahrungsstoffe, woran kein Mangel ist; und es liegt dann nahe, anzunehmen, daß auch andere, morphologische Unterschiede hieraus hervorgehen können.

Die Pflanze richtet ihre Wurzelform nach den Eigentümlichkeiten des Bodens ein. Nach Versuchen von Sachs (I, S. 177) werden die Wurzeln desto kürzer, je konzentrierter die Nährlösung ist. In magerem Boden werden die Wurzeln lang und wenig verzweigt (wofür unsere Sandvegetation, besonders die der Dünen, ausgeprägte Beispiele zeigt); in kräftiger Erde verzweigen sie sich sehr stark und bilden dichte Massen; treffen sie Bodenschichten mit verschiedener Nahrungsmenge, so ist der Gegensatz zwischen den Wurzelverzweigungen in den verschiedenen Schichten auffällig. »Die Wurzeln suchen die Nahrung, als ob sie Augen hätten« (Liebig).

Die chemische Beschaffenheit des Nährbodens ruft in gewissen Fällen Formenverschiedenheiten hervor. Dieses gilt namentlich für einen Stoff, das Kochsalz. Es ist bekannt, daß sich alle Salzpflanzen durch ein besonderes Äußeres auszeichnen; sie haben namentlich fleischige Blätter, durchscheinende Gewebe u. a.

(vgl. 5. Abschnitt). Die Wirkungen des kohlensauren Kalkes und anderer Stoffe sind weniger augenfällig.

Unterschiede im Boden haben wahrscheinlich die Scheidung neuer Arten hervorgerufen. Das Galmeiveilchen (*Viola calaminaria*) ist vermutlich eine durch zinkhaltigen Boden aus *V. lutea* entstandene Form. Auf Serpentin, einem Magnesiasilikat, wachsen zwei *Asplenium*-Arten, *A. Serpentini* und *A. adulterinum*. Sadebeck begann 1871, sie in Boden zu ziehen, der keine Spur von Serpentin enthielt, und setzte die Versuche bis zur sechsten Generation fort; alsdann hatten die beiden »Arten« ihre Eigentümlichkeiten verloren und waren in *A. Adiantum nigrum* und *A. viride* übergegangen.

In diesen Fällen hatten sich die neuen Formen noch nicht befestigt; in anderen Fällen ist dieses vermutlich geschehen, so daß nur sehr lange dauernde Einwirkungen anderer Natur sie umbilden können, wenn dieses überhaupt gelingen wird. Es besteht nach Kerners Studien in den Alpen ein großer Unterschied zwischen den untereinander parallelen Arten, die die kalklosen Schieferalpen oder die Kalkberge bewohnen; solche parallelen Arten sind folgende (die kalkliebenden werden in jedem Paare zuletzt genannt): *Hutchinsia brevicaulis* und *alpina*, *Thlaspi cepaeifolium* und *rotundifolium*, *Anemone sulphurea* und *alpina*, *Juncus trifidus* und *monanthos*, *Primula villosa* und *Auricula*, *Ranunculus crenatus* und *alpester*, etc.

Da solche Arten, die einander auf verschiedenem Boden ersetzen, sicher von einer gemeinsamen Mutterart abstammen, hat es Interesse, zu untersuchen, worin sie voneinander abweichen, weil sich die Wirkungen des Bodens darin vermutlich offenbaren werden. Kerner fand folgendes:

1. Die Kalkpflanzen sind stärker und dichter behaart; oft sind sie weiß- oder graufilzig, während ihre Parallelformen drüsenhaarig sind.

2. Die Kalkpflanzen haben oft blaugrüne Blätter, die anderen grasgrüne Blätter.

3. Die Kalkpflanzen haben Blätter, die mehr und tiefer geteilt sind.

4. Sind die Blätter bei den Kalkpflanzen ganzrandig, so sind sie bei den anderen nicht selten drüsig-sägezähnig.

5. Die Kalkpflanzen haben größere Korollen und

6. meist mattere und hellere Blüten.

Als Beispiele für die Einwirkung anderer Substrate auf die Form führt Kerner folgende an: *Androsace Hausmanni* wird als die Dolomitform von *A. glacialis* aufgefasst; ebenso *Asplenium Seelosii* und *Woodsia glabella* als solche von *A. septentrionale* und *W. hyperborea* *).

Geographische Bedeutung. Die für alle höheren Pflanzen notwendigen Nahrungsstoffe finden sich, wenn man gewisse Boden ausnimmt (z. B. Quarzsand), sicher fast in jedem Boden in so großer Menge, daß hierin kein Hindernis dafür bestehen würde, daß jede Art fast überall auf der Erde wachsen könnte. Es muß daran erinnert werden, daß, selbst wenn ein Stoff im Nährboden in sehr geringer Menge vorhanden ist, eine Pflanze, für die er notwendig ist, doch große Mengen von ihm aufnehmen kann; z. B. sammeln die *Fucus*-Arten sehr viel Jod an, obgleich das Meereswasser nur äußerst wenig davon enthält. Die Pflanze hat ein gewisses quantitatives Wahlvermögen, indem sie die verschiedenen Stoffe in einem anderen Verhältnis aufnimmt als in dem, worin sie im Nährboden vorkommen. Es giebt indessen Stoffe, die bei gewissen Pflanzen wie Gifte wirken und sie von den Standorten ausschließen, wo sie im Boden in größerer Menge auftreten. Dieses versteht man leicht, wenn man sich daran erinnert, daß die Pflanzen doch nur bis zu einem gewissen Grade ihre Nahrung wählen können. In je größerer Menge sich ein Stoff im Boden findet, desto mehr nehmen die Pflanzen in der Regel von ihm auf; und jedenfalls können Stoffe, die in geringer Menge nützlich oder sogar notwendig wären, in zu großer Menge aufgenommen werden oder Gifte werden. Solche Stoffe sind namentlich Kochsalz und Eisenoxydulsalze. Übrigens herrscht hier eine gewisse Freiheit, indem dieselbe Art die verschiedenen Nahrungsstoffe auf verschiedenem Boden in abweichenden Mengeverhältnissen aufnimmt. Individuen derselben Art enthalten auf Granitboden viel Kieselsäure, auf Kalkboden viel Kalk. Endlich sei bemerkt, daß gewisse Stoffe einander teilweise ersetzen können, z. B. Kalk und Magnesia.

Es hat ferner große Bedeutung für das Zusammenleben der

*) Blytt bezweifelt, daß die norwegische *Woodsia glabella* die Dolomitform von *W. hyperborea* sei; sie kommt auch auf Schiefer, nicht nur auf Dolomit vor.

Pflanzen, daß jede Art ihre uns fast unbekannten Haushaltungseigentümlichkeiten hat, indem sie, je nach ihrer chemisch-physiologischen Thätigkeit und den Eigentümlichkeiten ihres Wurzelsystemes, die Stoffe in einem anderen Mengenverhältnis aufnimmt als andere Arten. Für das Zusammenleben der Arten ist es auch wichtig, daß die Stoffe nicht mit derselben Geschwindigkeit und zu derselben Zeit oder auf derselben Entwicklungsstufe der Individuen aufgenommen werden (vgl. Liebscher). Dieses ermöglicht es vielen Arten, auf demselben Boden nebeneinander zusammenzuleben, ohne daß ein Nahrungswettbewerb eintritt. Hierauf beruht auch teilweise die Fruchtwechselwirtschaft.

13. Kap. Die Bodenarten.

Nach der verschiedenen Beschaffenheit des Bodens können folgende Hauptarten des Bodens aufgestellt werden: Felsboden, Sandboden, Kalkboden, Salzboden, Thonboden, Humusboden, die alle natürlich durch allmähliche Übergänge und zahllose Mittelglieder miteinander verbunden sind, so daß eigentlich eine Unzahl von Bodenformen mit mannigfaltigen Eigenschaften vorkommt. Da die genannten Bodenarten äußerst abweichende Eigenschaften haben und daher ökologisch sehr verschiedene Vereine tragen müssen, sollen sie hier kurz gekennzeichnet werden.

1. Felsboden. Hier ist die Natur des Gesteines dafür bestimmend, welche Vegetation sich auf ihm entwickeln kann. Worauf es ankommt, sind die Unterschiede in der Härte, der Porosität, der Erwärmungs- und der Wärmeleitungsfähigkeit. Die wichtigsten Gesteinsarten sind: Granit, Gneis, Kalkstein, Dolomit, Sandstein, Thonschiefer, Basalt u. a.

2. Sandboden. Sand besteht aus losen Körnern verschiedener Minerale, meistens von Quarz, aber auch von Feldspat, Hornblende, Glimmer, bisweilen auch von Kalk, z. B. im Korallensande, von vulkanischen Produkten etc. Der Nährwert des Sandbodens ist nach der chemischen Beschaffenheit der Körner verschieden; reiner Quarzsand ist unfruchtbar, weil die Quarzkörner nicht verwittern und auch nicht als Nahrung dienen können; Sande mit Kalk, Glimmer, Feld-

spat u. a. Mineralen haben größeren Nährwert. Humus bildet sich in trocknem und losem Sandboden schwierig, weil die organischen Teile in ihm leicht zersetzt und beim Zutritte der Luft oxydiert werden. Ferner hat Sand, namentlich Quarzsand, die häufigste Art von Sand, geringes Absorptionsvermögen und kann nur sehr wenig Wasserdampf aus der Luft absorbieren.

Sandboden ist loser Boden, weil die Körner wenig Bindigkeit haben, desto weniger, je größer sie sind. Die Niederschläge sickern in Sand leicht ein, desto leichter, je grobkörniger er ist. Im allgemeinen ist der Wassergehalt des Sandes gering; er hält um so weniger Wasser zurück, je grobkörniger er ist (ca. 3—30 %; Dünensand von Bordrup in Jütland z. B. nimmt nach Tuxen 27 % auf). Das Vermögen des Sandes, aus dem Untergrunde Wasser aufzusaugen, ist in der Regel sehr gering; das Wasser wird in der Regel höchstens 1/3 m gehoben.

Sand trocknet in der Regel sehr schnell aus und erwärmt sich daher in der Sonne sehr schnell und stark, kühlt sich aber auch nachts sehr schnell und stark ab. Flugsanddünen sind oft von einer trocknen und im Sonnenscheine sich stark erwärmenden Sandschicht von nur geringer Mächtigkeit bedeckt; aber diese Schicht hemmt die Verdunstung aus dem darunter liegenden Sande, der sich daher feucht und kühl hält: ein für das Verständnis der Dünenvegetation sehr wichtiges Verhältnis. Der Unterschied zwischen der Tag- und der Nachttemperatur kann sehr groß sein (40—45° C.). Sand wird daher nachts leicht und stark betaut, was für seinen Wassergehalt und seine Vegetation sehr wichtig ist. Anderseits leiden Pflanzen auf Sandboden leichter durch Frost. Die Sandflora entwickelt sich früh.

3. **Kalkboden.** Kalksand (Sand aus kohlensaurem Kalk) ist minder nahrungsarm als Quarzsand, hat eine etwas größere Wasserkapazität und trocknet weniger leicht aus, ist aber doch trocken und warm. Mergel ist ein inniges Gemisch von kohlensaurem Kalk (ca. 8—45 %, bei Kalkmergel bis ca. 75 %) mit Thon (ca. 8 bis 60 %) und Quarzsand (unterer Diluvialmergel aus der Mark Brandenburg z. B. enthält 12—18 % kohlensauren Kalk, 25—47 % Thon, 38—62 % Sand); seine Eigenschaften hängen von dem Mengen-

verhältnis der Teile ab und stehen im allgemeinen zwischen denen von Sand und Thon.

4. **Thonboden** bildet fast einen Gegensatz zu Sandboden. Die für das bloße Auge unsichtbaren, abschlämmbaren Teilchen überwiegen die körnigen. Der Thon besteht hauptsächlich aus Kaolin (wasserhaltiges Thonerdesilikat) und kann mehr oder weniger Quarzsand, kohlensauren Kalk, Eisenoxyd etc. enthalten. Kaolin ist keine Nahrung für Pflanzen; aber durch viele andere Stoffe kann der Inhalt des Thones an Nahrungsstoffen sehr groß werden; diese sind jedoch schwierig zugänglich. In günstiger Mischung mit Sand, Kalk und Humus ist Thonboden ein fruchtbarer Boden.

Thonboden hat ein großes Absorptionsvermögen und ist zugleich sehr hygroskopisch (kann 5—6 % Wasserdampf aus der Luft absorbieren).

Thonboden ist ein fester oder schwerer Boden, weil die Teile große Bindigkeit haben; die Durchlüftung ist meist schwierig, was für die Vegetation ungünstig ist und zur Säurebildung und zur Versumpfung führt. Thonboden ist ein nasser und kalter Boden, weil er 1) große Wasserkapazität (bis 90 %) und 2) große Kapillarität besitzt; er saugt aus dem Untergrunde viel Wasser auf und ist für Wasser fast undurchlässig. Übersättigt man ihn mit Wasser, so quillt er, sein Volumen wird größer und die einzelnen Thonteilchen drängen sich auseinander, so daß ein Brei entsteht. Wasserreicher Thonboden ist plastisch. Durch lange Trockenheit wird Thonboden steinhart, zieht sich zusammen und erhält Risse, was auf seine Vegetation einwirkt (vgl. S. 44).

Die ungünstigen Eigenschaften des Thones werden durch Mischen mit Stoffen von entgegengesetzten Eigenschaften, z. B. mit Sand und Kalk, aufgehoben.

Lehm kann dem Thon angereiht werden und ist verwitterter Mergel, dessen kohlensaurer Kalk durch kohlensäurehaltiges Wasser mehr oder weniger vollständig ausgewaschen ist und dessen Eisenoxydulverbindungen in Oxyde und Hydroxyde übergeführt sind; der Boden wird dadurch braun und enthält wesentlich Thon und Quarzsand (Knobl.).

5. **Humus** wird von den Resten und Abfällen der Pflanzen

und Tiere, oft besonders von tierischen Exkrementen in allen Zersetzungszuständen gebildet. Humus ist schwarz oder braun und reich an Kohlenstoff, teilweise auch an Stickstoff (Rußlands Tschernosem oder »schwarze Erde« enthält nach Kostytchew sogar 4—6 % Stickstoff). Bei seiner Bildung spielen teils Mikroorganismen (Bakterien, Pilze, Moneren u. a.), teils größere Tiere, namentlich Regenwürmer, eine große Rolle.

Humusstoffe gehen mit schwer löslichen Pflanzennahrungsstoffen leicht lösliche Verbindungen ein und verbessern dadurch den Nährwert des Bodens wesentlich. Sie verändern auch die physikalischen Eigenschaften des Bodens, wenn sie mit mineralischem Boden gemischt sind, erhöhen sein Absorptionsvermögen, seine Wärmekapazität, seine Wasserkapazität u. a.

Es bestehen große Unterschiede zwischen den Humusboden je nach dem Grade der Zersetzung und nach den humusbildenden Pflanzen- und Tierarten.

Von den verschiedenen Formen, worunter die Humusbildung vor sich geht, besprechen wir zuerst den an Humus reichsten Boden, nämlich den

Torfboden. Kommt sauerstoffhaltiges Wasser mit organischen Stoffen in Berührung, so wird ihm hierdurch sein Sauerstoff entzogen. Wird dann der Zutritt von Sauerstoff verhindert und wird die Arbeit der kleinen Tiere und Pflanzen ausgeschlossen, so geht in vielen Fällen eine unvollständige Zersetzung und Umbildung der organischen Reste vor sich; die Folge wird sein, daß Kohlenstoff angehäuft wird, desto mehr, je mehr die Luft abgeschlossen ist, und daß Humussäuren auftreten: es entsteht Torf. Der Wärmegrad des Wassers ist für die Torfbildung von Bedeutung: er darf weder zu hoch noch zu niedrig sein; die Torfbildung findet sich daher besonders in gemäßigten und kalten Gegenden. Der Torf ist ein an Kohlenstoff reicher, brauner (hell- bis schwarzbrauner) Humus, der viele freie Humussäuren und andere Säuren hat, die die im Torfe begrabenen Reste von Organismen erhalten. Durch Entwässerung und Durchlüftung kann Torf in Humus verwandelt werden, der für Pflanzen gut ist. Torf enthält 1 bis 2 (bis 3) % Stickstoff und 0 bis 4 % Kalk (gewisse, z. B. gotländische Moore haben angeblich bis 3,21 % Stickstoff und auch viel Kalk), enthält aber sehr wenig Kali und noch weniger Phosphorsäure.

Daß sich von diesen wichtigen Pflanzennahrungsstoffen so wenig findet, rührt daher, daß die Säuren des Torfes mit Alkalien lösliche Salze bilden, die ausgewaschen werden.

Torfboden hat folgende Eigenschaften. Er hat von allen Boden die größte Wasserkapazität, so daß er vielmal mehr Wasser aufnehmen kann, als seine festen Teile wiegen; lufttrockner Torf hat nur 15—20 % Wasser. Torf quillt durch Wasserzufuhr zu einem weit größeren Volumen auf, schrumpft aber durch Austrocknen ein und erhält Risse. Wenn er ganz ausgetrocknet ist, wird er außerordentlich lose, fast staubförmig (Torfmull; mit den Mullwehen ist der Flugsand zu vergleichen). Setzt man die Bindigkeit des Thones zu 100, so ist die des Torfes nur 9. Er ist für Wasser fast undurchlässig, und sein Wasserhebungsvermögen ist größer als bei allen anderen Bodenarten. Er ist stark hygroskopisch (nimmt bis zu 10 % Wasserdampf auf).

Wegen seiner dunkeln Farbe wird er von der Sonne stark erwärmt, aber umgekehrt nachts stark abgekühlt. Trotz seiner dunkeln Farbe ist Torfboden ein kalter Boden, weil er gewöhnlich wasserreich ist.

Salpeterbildende und andere Bakterien können in Torfboden wegen seines Säuregehaltes nicht gedeihen. Näheres über Torfboden im 3. Abschnitte.

Rohhumus (dänisch Mor, mit kurzem o) ist »eine Torfbildung auf dem Trocknen« (P. E. Müller, Studien, S. 45), eine schwarze oder schwarzbraune, torfartige Masse, die von dicht verfilzten Pflanzenresten, nämlich von Wurzeln, Rhizomen, Blättern, Moos, Pilzhyphen u. a. gebildet wird. Nach der Hauptmasse der Bestandteile spricht man von Heiden(*Calluna*)rohhumus, Moosrohhumus, Buchenrohhumus, Rottannen(Fichten)rohhumus, Eichenrohhumus, Kiefernrohhumus etc. (P. E. Müller spricht in der deutschen Ausgabe seiner Studien von Heidetorf, Buchentorf, Eichentorf). Besonders gewisse Pflanzenarten bilden Rohhumus, weil sie sehr dünne, zahlreiche und stark verzweigte Wurzeln (oder Rhizoiden) ausbilden, die gerade an der Bodenoberfläche liegen und die Pflanzenreste in einen dichten Filz verweben; solche Arten sind z. B. Rotbuche, *Calluna*, *Vaccinium Myrtillus*, *Picea excelsa*. Der Rohhumus kann an Pflanzenteilen ro reich sein, daß er zur Feuerung gebraucht werden kann (Heidetorf); er kann 50—60 % organische Teile enthalten. Da er über dem Boden einen

so dichten, zähen Filz bildet, schließt es einerseits von den darunter liegenden Schichten die Luft (den Sauerstoff) ab und saugt anderseits Wasser begierig wie ein Schwamm ein und hält es mit großer Kraft fest (in unseren regnerischen Klimaten ist er oft einen großen Teil des Jahres naß). Daher werden in ihm wie im Torfe Humussäuren reichlich gebildet. Er reagiert wie Torf sauer. Es finden sich in ihm nur wenige Tiere, meistens Rhizopoden und Anguilluliden, aber keine Regenwürmer. Rohhumus tritt im Walde besonders an den dem Winde ausgesetzten Stellen auf, während sich der gewöhnliche Humus mit seinen Regenwürmern und anderen Tieren an die frischen und geschützten Stellen hält; wenn gewöhnlicher Humus in einem Buchenwalde durch ungünstiges Holzfällen u. ähnl. in Rohhumus übergegangen ist, so kann sich die Buche nicht weiter verjüngen, verschwindet und macht in vielen Fällen der *Calluna*-Heide Platz (P. E. Müller).

Die Bildung einer Rohhumusschicht führt auch in der Beschaffenheit der darunter liegenden Bodenschichten große Veränderungen herbei, die durch P. E. Müllers bahnbrechende Untersuchungen (I) aus Dänemark am besten bekannt geworden und in ihren Hauptzügen folgende sind.

Die mit dem Regenwasser aus dem Rohhumus hinabsickernden Humussäuren und humussauren Verbindungen werden in Berührung mit sauerstoffreichen anorganischen (namentlich Eisenoxyd-)Verbindungen oxydiert, und es entstehen z. B. leicht lösliche Eisenoxydulsalze, die durch kohlensäurehaltiges Wasser aus den oberen Bodenschichten ausgewaschen werden. Dadurch werden diese entfärbt, verlieren fast ganz ihr Absorptionsvermögen, werden nahrungsarm, und unter dem Rohhumus bildet sich hellgrauer oder schwarzer Bleisand. Durch Austrocknen des Rohhumus werden mehrere der ursprünglichen leicht löslichen Humusstoffe schwer löslich und als Humuskohle ausgeschieden.

Die Wasserbewegungen führen ferner Thonteilchen, Eisenoxyd und Humusteile weg und schaffen sie in die Tiefe, wo sie absorbiert werden, die Sandkörner verkleben und die rotbraune oder braune Bodenschichtbilden, die man Ortstein (oder Roterde, Branderde, Fuchserde, Ahl, in Ostpreußen auch Kraulis, in Westfriesland Knick) nennt und die etwa ½ m mächtig sein kann. Wo die Humussäuren überwiegen, entsteht eine mehr erdige Schicht, wo das Eisen vor-

wiegt, eine mehr steinige Schicht, die für Wasser und Pflanzenwurzeln undurchdringlich ist.

Der Übergang vom gewöhnlichen Humusboden zu Rohhumus wird dadurch hervorgerufen, daß 1) sich Pflanzen mit dicht verfilzten Wurzeln einfinden, 2) die Tiere, insbesondere die Regenwürmer, verschwinden, so daß der Boden nicht durchgearbeitet wird, 3) die Bodenteile, namentlich die Sandkörner, zusammensinken, wodurch der Boden fester wird.

Schlamm nennt man an Humusstoffen reiche, und unter Wasser gebildete Bodenarten. Er besteht aus mineralischen Teilchen, aus Resten von Pflanzen und Tieren und aus Exkrementen von Tieren. Oft sind ihm viele Diatomeen, Schneckenschalen und Kieselnadeln beigemischt. Die organischen Teile übersteigen selten 20 %. In trocknem Zustande ist Schlamm mehr oder weniger grau, nicht schwarz. Er wird in fließendem oder in stehendem Wasser gebildet, wo Licht und Luft Zutritt haben und wo es ein reiches organisches Leben gibt. Der Schlamm ist daher wesentlich von dem sauren Humus verschieden und kann, im Gegensatze zu diesem, nach dem Trockenlegen unmittelbar reiche Erträge liefern. Feilberg (II) hat darauf aufmerksam gemacht, daß die Windrichtung oft entscheidet, wo sich in unseren Seeen Schlamm und wo sich saurer Humus bildet; jener wird in dem mehr bewegten, dieser in dem stehenden Wasser gebildet.

Schlamm ist übrigens in seiner Zusammensetzung recht verschieden. Der tiefschwarze Schlamm, der sich an unseren Küsten in stillen Buchten bildet, der besonders koprogene und schwarze Schlamm, der in Teichen (z. B. in Ententeichen) mit vielen organischen Massen und vielen saprophytischen Tieren und Pflanzen entsteht, der braun- oder grüngraue Schlamm, der namentlich von Diatomeen, Schneckenschalenstücken und anderen Pflanzen- und Tierresten an den Ufern von Binnenseeen und Meeren gebildet wird (Gyttja, d. h. Schlamm, der Schweden), ferner der Schlamm, der in stillem, klarem Wasser mit vielen Schwimmpflanzen und einem reichen Tierleben entsteht, sind offenbar sehr verschiedene Schlammarten; und sicher könnten mehrere andere genannt werden (vgl. H. von Post, I). Aber da nichts darüber vorliegt, daß sie für die Vegetation verschiedene Bedeutung hätten, gehen wir auf sie nicht weiter ein.

Gewöhnlicher Humus (Waldhumus, Gartenhumus etc.;

dänisch Muld; in P. E. Müllers deutscher Ausgabe Mull genannt) ist ein inniges Gemisch von Sand und Thon mit Humusstoffen (8—10 %), ein Gemisch, das größtenteils durch Tiere und Wasser entsteht (vgl. 17. Kap.). Er reagiert alkalisch. Daß Humusboden ein vorzüglicher Nährboden für Pflanzen ist, wird teils durch seine physikalischen Eigenschaften bewirkt (locker, krümelig, durchlüftet), teils durch seine chemischen, indem er viele Kohlenstoff- und Stickstoffverbindungen enthält, teils durch den Umstand, daß die Humusstoffe mit sonst schwer löslichen Nahrungsstoffen leicht lösliche Verbindungen eingehen. Die Humusbildung in den Wäldern vertritt das Düngen und die Bodenbearbeitung des Ackerbaues.

Sonne und Wind verhindern die Humusbildung. Die Humusstoffe verschwinden aus dem Boden durch Wärme, Licht und Sauerstoff; der Kohlenstoff wird zu Kohlensäure, der Stickstoff zu Salpetersäure etc., der Wasserstoff zu Wasser oxydiert. In den Tropen findet sich daher eigentlicher Humusboden nur in schattigen Wäldern.

Verschiedene Pflanzenarten verlangen höchst verschiedenen Humusreichtum im Boden. Kerner hat die Pflanzen danach in drei Gruppen eingeteilt. Die erste Gruppe kann den nackten Fels, die ödeste Sand- oder Grusflur etc., wo es keine Spur Humus giebt, besiedeln (hierher z. B. die subglacialen Pflanzen, viele Tundrenpflanzen, Wüstenpflanzen u. a.); ihre Samen oder Sporen werden vorzugsweise vom Winde fortgeführt. Zur zweiten Gruppe gehören Pflanzen, die eine mittlere Menge Humus beanspruchen, wozu Kerner unter anderem einen Teil der Gramineen und Cyperaceen rechnet; und zur dritten Gruppe gehören Pflanzen, die nur in reichem Humus, in den Resten früherer Vegetation, gedeihen, nämlich viele Orchidaceen, *Pirola-* und *Lycopodium-*Arten, *Azalea procumbens*, *Vaccinium uliginosum*, mehrere andere Moorpflanzen, Halbsaprophyten und schließlich die stark umgebildeten Ganzsaprophyten (*Monotropa*, *Neottia* u. v. a.). Daß zwischen den ungewöhnlichen Formen der letzteren und ihrer Ernährungsweise, also zwischen ihren Formen und dem Boden, worauf sie leben, eine Korrelation besteht, dürfen wir als sicher ansehen; aber Näheres wissen wir nicht darüber.

6. **Salzboden** ist ein von einer großen Menge Chlornatrium durchdrungener Boden von verschiedener (sandiger, thoniger etc.) Beschaffenheit. Näheres im 5. Abschnitte.

14. Kap. Sind die chemischen oder die physikalischen Eigenschaften des Bodens die wichtigsten?

Das Vorhergehende hat uns sehr viele Verschiedenheiten in den chemischen und den physikalischen Eigenschaften des Bodens kennen gelehrt, d. h. einerseits in der Menge und in der Art der Bestandteile, anderseits im Bau, in der Wasserkapazität, der Bindigkeit etc.

Von alters her ist man namentlich in Gebirgsländern mit verschiedener geognostischer Unterlage darauf aufmerksam geworden, daß das Vorkommen der Arten und das Gepräge der ganzen Vegetation mit dem Boden in einer gewissen Verbindung stehen. Beispielsweise kann auf das von Petry behandelte Kyffhäusergebirge hingewiesen werden, wo ein deutlicher Gegensatz zwischen der Vegetation auf dem Rotliegenden und der auf dem Zechstein besteht, nicht nur beim Walde und bei der Waldbodenvegetation, sondern auch z. B. bei der Unkrautflora und namentlich bei der Vegetation der sonnigen, trocknen Höhen und Gebüsche. Das Rotliegende trägt eine spärliche und gleichförmige, teilweise mit den Heiden übereinstimmende Vegetation; das Zechsteingebiet hingegen hat Buchenwälder und eine Krautflora mit vielen Arten. Der Gegensatz zwischen den beiden Formationsabteilungen ist so scharf, daß man in Wald und Feld sogleich an der Pflanzendecke merken kann, ob man sich auf der einen oder der anderen befinde; und die Verhältnisse sind derart, daß dieser Gegensatz den Bodenverhältnissen zugeschrieben werden muß.

Ebenso kann man bei Montpellier (Flahault, III), in der Schweiz und in vielen anderen Gebirgsländern den schärfsten Gegensatz in der Vegetation auf zwei dicht aneinander liegenden Fluren beobachten, ja selbst in Dänemark können solche Beobachtungen gemacht werden. Man kann z. B. in Jütland sehr scharf begrenzte Stellen mit der *Corynephorus*-Genossenschaft (*C. canescens* mit *Trifolium arvense*, *Scleranthus*, *Hieracium Pilosella* u. a.) in eine Flur eingestreut sehen, die zwar ebenfalls ein magerer Ackerboden ist, aber doch eine ganz andere Vegetation trägt und zahlreiche Maulwurfshaufen hat, während jene Stellen keine Haufen haben (die Vegetation wird gebildet von *Leontodon autumnale*, *Jasione*, *Lotus corniculatus*, *Erigeron acer*, *Euphrasia officinalis*, *Trifolium pratense*,

T. repens, Achillea Millefolium, Chrysanthemum Leucanthemum, Equisetum arvense u. a.).

Die Gründe der allgemein beobachteten Unterschiede hat man hauptsächlich in zwei verschiedenen Richtungen gesucht. Einige sahen die chemische Beschaffenheit des Bodens als entscheidend an, andere legten das Hauptgewicht auf seine physikalischen Eigenschaften, namentlich auf die Wärme- und die Feuchtigkeitsverhältnisse. Die Hauptzüge in diesem noch schwebenden Streite sind folgende.

Die chemische Beschaffenheit des Bodens. Einer der ersten Vorkämpfer für die chemische Richtung war der Österreicher Unger. Er hob besonders den Gegensatz zwischen Kalk- und Kiesel- oder Schieferboden hervor und teilte die Pflanzen in 3 Gruppen: Die bodenvagen, d. h. die gleichgültigen (indifferenten), bei denen die chemische Natur der Stoffe keine Rolle spielt, die bodenholden, die zwar einen bestimmten Boden vorziehen, aber an ihn nicht streng gebunden sind, und die bodensteten, die an eine bestimmte Bodenart gebunden sind. Hiernach kann man zwischen Kalk-, Kiesel-, Schiefer-, Salzpflanzen etc. unterscheiden.

Von anderen, die gleichfalls annehmen, daß die chemische Beschaffenheit des Bodens überwiegenden Einfluß habe, können die Deutschen Sendtner, Schnizlein, Nägeli u. a., die Franzosen Vallot, Fliche, Grandeau, Saint-Lager, Contejean (in späteren Jahren) und Magnin genannt werden; und im ganzen scheinen sich die französischen Forscher in neuerer Zeit hauptsächlich hier anzuschließen.

Es giebt verschiedenes, was für diese Auffassung spricht. Schon S. 64 wurde angeführt, daß gewisse Stoffe im Übermaße für gewisse Pflanzen Gifte werden. Am deutlichsten sieht man dieses beim Kochsalze. Salzpflanzen (Halophyten) haben nicht nur ein höchst eigentümliches morphologisches und anatomisches Gepräge, sondern auch eine ganz bestimmte topographische Verteilung an Küsten, in Salzsteppen und Salzwüsten. Viel Salz im Boden hat eine in hohem Grade ausschließende Kraft; Salz sterilisiert, und nur verhältnismäßig wenige Arten, meist bestimmter Familien (Chenopodiaceen u. a.) können Chloride in größerer Menge ertragen. Über diese Pflanzen vgl. den 5. Abschnitt.

Bei den anderen Stoffen, z. B. beim Kalk, ist die Sache schon zweifelhafter. Kalk ist für die Pflanzen notwendig; aber gewisse

Pflanzen fliehen den Boden, worin es viel kohlensauren Kalk giebt. Solche kalkfliehende Arten sind *Castanea sativa*, *Pinus maritima*, *Calluna vulgaris*, *Erica*-Arten, *Sarothamnus scoparius*, *Genista Anglica*, *Ulex Europaeus*, *Pteridium aquilinum*, *Rumex Acetosella* u. a. Pflanzen, die wir teilweise auf unseren Heiden und auf Rohhumus finden, ferner Gramineen, Cyperaceen, viele Flechten und Laubmoose, besonders *Sphagnum* (vgl. Contejean, Fliche und Grandeau u. a.), und unter den Algen z. B. die Desmidiaceen. Die genannten Blütenpflanzen sollen auf einem Boden, der mehr als 0,02 bis 0,03 % kohlensauren Kalk enthält, nicht gedeihen können, und die meisten anderen kalkfliehenden Pflanzen ertragen höchstens 0,05 bis 0,06 %.

Andere Pflanzen werden als besonders kalkliebende angeführt, die einen Boden mit vielem kohlensauren Kalk nicht verlassen, z. B. Papilionaceen (*Trifolium*, *Anthyllis Vulneraria* u. a.), Rosifloren, Labiaten, viele Orchidaceen, *Tussilago Farfara*, *Ononis Natrix* u. a. Unger führt eine ganze Reihe von Beispielen für Kalkfloren an. Nach Blytt (III) sind *Ophrys muscifera* und *Libanotis montana* die einzigen von allen Gefäßpflanzen Norwegens, die sich ausschließlich auf Kalk finden. Kalkliebende Algen sind z. B. *Mesocarpaceae*.

Die »Kieselpflanzen« werden zu den Kalkpflanzen in Gegensatz gebracht. Die vorhin erwähnten kalkfliehenden Arten werden als Kieselpflanzen aufgefasst. Das Verhältnis ist hier vielleicht das, daß sie vom Kalk vertrieben werden und den Boden wählen müssen, wo der Kalk in sehr geringer Menge auftritt, ohne eine besondere Vorliebe für Kieselsäure zu haben, die ein sehr neutraler Stoff ist; so hat z. B. Contejean das Verhältnis aufgefasst. Zu den Kieselpflanzen gehören die meisten bei uns auf Sandboden und Moorboden wachsenden Pflanzen.

Salpeterpflanzen (nitrophile Pflanzen, Nitrophyten) gedeihen am besten da, wo es im Boden viele Ammoniak- und Salpetersäureverbindungen giebt, daher besonders in der Nähe von menschlichen Wohnungen (Düngerhaufen, stark gedüngter Boden). Sie gehören besonders zu gewissen Familien (Chenopodiaceen, Cruciferen, Solanaceen u. a.) und in ihrem Zellsafte kommen salpetersaure Salze vor. Andere Arten entwickeln sich auf einem solchen Boden kümmerlich, weil sie in ihr Gewebe mehr Salpeter aufnehmen, als sie ertragen können (nach Schimper, IV, V).

Auch andere Stoffe können Gifte werden, wenn sie in großer Menge zugeführt werden; streut man z. B. auf eine Wiese Gips, so sterben gewisse Farne und Gräser, während Klee üppiger wird; desgleichen kann Eisen (Eisensulfat, Eisenoxydul) schädlich wirken, wenn es in Menge vorhanden ist, obwohl es zu den absolut notwendigen Nahrungsstoffen gehört.

Bei Rothamsted in England angestellte Versuche haben die Bedeutung der chemischen Beschaffenheit der Nahrung in besonders deutlicher Weise dargelegt; es zeigte sich, daß Stickstoffdüngung, besonders mit Salpetersäureverbindungen, die Gräser vorwiegen ließ, so daß diese die Leguminosen verdrängten, während umgekehrt namentlich Kalisalze die Leguminosen förderten. Aber im allgemeinen kann man wohl nicht sagen, daß die Versuche der chemischen Richtung eine vorzügliche Stütze geliefert hätten; Kalkpflanzen, Kieselpflanzen, Galmeiveilchen, selbst Salzpflanzen können in den meisten Fällen sehr gut auf einem Boden gedeihen, der von den betreffenden Stoffen nicht mehr enthält, als überhaupt jeder Boden, z. B. in botanischen Gärten.

Aug. Pyr. de Candolle fand auf siebenjährigen Reisen fast alle Arten auf chemisch verschiedenem Boden, und Blytt z. B. ist zu dem Ergebnis gekommen, daß sich die sehr wenigen bodensteten Arten, die er 1870 in Norwegen gefunden hatte, durch ausgedehntere Untersuchungen an Anzahl vermindert haben.

»Jedes Verbreitungsverhältnis kann durch zweierlei Gründe verursacht werden, entweder durch physikalische oder durch chemische, deren gleichzeitiges Auftreten uns hindert, die Rolle jedes einzelnen deutlich zu erkennen« (Vallot). Dieses ist vollständig richtig, und die Geschichte der Wissenschaft zeigt, daß andere Botaniker den physikalischen Verhältnissen eine größere Bedeutung als den chemischen beilegen.

Der wichtigste Wortführer für die überwiegende Bedeutung der **physikalischen Verhältnisse** war der Schweizer Jules Thurmann (1849). Man kann seine Lehre kurz so zusammenfassen: Es ist der Bau des Bodens, der die Verteilung der Arten regelt; von diesem Bau hängen namentlich der Wassergehalt und die Wärmeverhältnisse des Bodens ab; dieselbe Art kann auf sehr verschiedenen Bodenarten wachsen, wenn sie dieselben Feuchtigkeitsverhältnisse antrifft.

Thurmann hebt das verschiedene Vermögen der Felsarten

hervor, unter der Einwirkung von Luft, Wasser und Wärme (sowohl Frost als Hitze) zu verwittern. Er teilt sie danach in eugeogene und in dysgeogene. Einige Felsarten verwittern leicht und bilden schnell lose Massen (Grus, Sand und ähnl. »Detritus«); diese »weichen« Felsarten nennt er eugeogen und nach dem Grade der Feinheit der Verwitterungsprodukte pelogen (die Teilchen sind dann sehr fein, staubförmig; vorzugsweise Thon- und Mergelboden) und psammogen (die Teilchen sind gröber, »Sand«). Je nachdem der Boden mehr oder weniger pelogen oder psammogen ist, bildet Thurmann durch die Vorsilben per, hemi und oligo Unterabteilungen oder spricht von pelopsammitischem Boden. Im Gegensatze zu den leicht verwitternden Felsarten nennt er die harten, schwierig angreifbaren dysgeogen; sie bilden wenige oder keine Verwitterungsprodukte.

Der fein zerteilte Boden nimmt, wie S. 51 erwähnt, mehr Wasser in sich auf als der wenig verwitterte Felsboden. Die eugeogenen Felsarten rufen daher einen feuchten und kalten Boden, die dysgeogenen einen trocknen und warmen hervor. Die Pflanzen, die den feuchten Boden und das eugeogene Gelände suchen, nennt Thurmann hygrophil (Feuchtigkeit liebend), Pflanzen, die den trockneren Boden und die dysgeogenen Felsen suchen, nennt er xerophil (Trockenheit liebend). Seine hygrophilen Arten entsprechen ungefähr den Kieselpflanzen Ungers und anderer, seine xerophilen ungefähr deren Kalkpflanzen. Die auf allen Bodenarten vorkommenden Pflanzen nennt Thurmann Ubiquisten. Daß nun ein so offenbarer Unterschied z. B. zwischen der Kalkbodenflora und der Kieselbodenflora besteht, wird nicht durch die Vorliebe der Arten für Kalk oder Kieselsäure verursacht, sondern durch den Umstand, daß die Kalkfelsen schwierig verwittern und das Wasser durch Spalten und Risse schnell ablaufen lassen; sie bilden einen trocknen, warmen und wenig tiefen Boden, während Quarz und Feldspatgestein einen losen, tiefen, feuchten und kalten Boden bilden. Wenn Gesteinsarten mit derselben chemischen Zusammensetzung in einigen Fällen hart und fest sind, in anderen stark verwittern, so findet man auf dem ersten Boden »Kalkpflanzen«, selbst wenn er Kieselboden ist, auf dem anderen »Kieselpflanzen«, selbst wenn er Kalk ist.

Ferner kann eine Pflanzenart in einem bestimmten Klima

einen gewissen Boden wegen seiner physikalischen Eigenschaften verlangen, z. B. in einem feuchten Klima einen warmen und trocknen Boden wie Kalk, aber in anderem Klima einen ganz anderen Boden vorziehen, z. B. in einem warmen und trocknen Klima einen feuchten und kalten Kieselboden. Ein günstiger Boden kann einer Pflanze dazu verhelfen, daß sie in einem weniger günstigen Klima gedeiht; nach Blytt haben z. B. viele Arten in Norwegen ihre Nordgrenzen und Höhengrenzen auf Kalk. Eugeogene und dysgeogene Felsarten können dieselbe Flora tragen. So scheint die Verbreitung der Rotbuche in Südfrankreich erklärt werden zu müssen. Sie gilt bei uns für eine kalkliebende Pflanze, aber im mediterranen Gebiete bildet sie nach Flahault (III) nur auf Kieselboden ausgedehnte Wälder und steht auf dem trocknen, warmen Kalkboden vereinzelt, von *Quercus sessiliflora* nur nicht in den kühlen Thälern mit nördlicher und östlicher Richtung bezwungen.

An Thurmann hatte sich z. B. Contejean angeschlossen, der jedoch später zu der anderen Meinung überging; ferner stehen ihm am nächsten Alph. de Candolle, Celakovsky, Krasan (vgl. S. 57), Kerner, H. von Post, Blytt (III), P. E. Müller u. a. Thurmanns Theorie kann jedoch sicher nicht alle Fälle erklären. In beiden Theorieen ist offenbar etwas Wahres enthalten; sowohl chemische als physikalische Verhältnisse machen sich geltend; das Richtige scheint zu rein, daß in einigen (wenigen) Fällen, wo der Boden an einem chemischen Stoffe besonders reich ist, die chemischen Eigenschaften des Bodens, in anderen (weit zahlreicheren) Fällen die physikalischen (namentlich das Vermögen des Bodens, Wasser festzuhalten) die größte Bedeutung haben. Wenn man Länder, wie Dänemark oder das norddeutsche Tiefland, mit ihrem durch Zermahlen und Vermischung verschiedener Gesteinsarten gebildeten, chemisch verhältnismäßig wenig ausgeprägten Boden betrachtet, so erkennt man einerseits die chemische Bedeutung des Bodens deutlich in der Salzvegetation an den Küsten, aber gewiß auch nur in dieser, während sonst überall die Feuchtigkeitsverhältnisse des Bodens die größte Rolle spielen (vgl. z. B. S. 47 ff. über das Grundwasser). Wärme, Licht, Luft, Niederschläge, Sättigungsdefizit und selbst die chemische Natur des Bodens können hier offenbar ganz gleichförmig sein, und doch ist die Vegetation verschieden; dieses beruht auf der ungleichförmigen Wassermenge im Boden, die

dann entscheidend ist (vgl. z. B. Warming, XIII). Wenn man ferner berücksichtigt, daß die wichtigsten Eigenschaften des Bodens (Wärme, Durchlüftung, Wassergehalt, Verdunstung etc.) zunächst von seinem Bau abhängen, so scheinen die physikalischen Verhältnisse die wichtigsten zu sein, namentlich weil sie auf die Wassermenge einwirken. Chemische Unterschiede werden jedoch immer von physikalischen begleitet, und chemische Eigenschaften scheinen durch physikalische ersetzt werden zu können; aber es scheinen diese zu sein, die in letzter Instanz meist entscheidend sind. Wie Schimper nachgewiesen hat, zeigen die Vegetationen auf Salzboden, in Hochgebirgen, auf Felsen und die epiphytische Vegetation oft große Ähnlichkeiten, teils im Bau, teils sogar floristisch; dieses ist leicht verständlich, wenn man sich daran erinnert, daß die Wasserzufuhr in allen diesen Fällen erschwert ist.

Auch für den Artenreichtum einer Vegetation scheinen die Unterschiede der physikalischen Eigenschaften sehr wichtig zu sein, während die chemischen Verhältnisse gewiß nur insoweit eine Rolle spielen, als der eine Boden durchweg an Nahrungsstoffen reicher ist, als der andere. So führt Blytt (III) an, daß die Flora bei Christiania auf dem losen und leicht verwitternden Thonglimmerschiefer besonders reich und abwechselnd, auf dem schwierig verwitternden Gneis jedoch immer sehr gleichförmig ist, obgleich diese Gesteinsarten chemisch sehr ähnlich sind. Eine Gegend mit großer Abwechslung in den Bodenverhältnissen wird immer einen weit größeren Artenreichtum darbieten, als eine andere mit gleichförmigem Boden.

Ein Faktor, der bei den Fragen nach der Verbreitung der Arten und der Bildung der Vereine nicht immer berücksichtigt worden ist und den namentlich Nägeli (II) hervorgehoben hat, darf nicht vergessen werden: der Kampf der Arten untereinander. Eine wie kleine Rolle namentlich die chemischen Unterschiede des Bodens spielen, zeigen z. B. die botanischen Gärten mit ihren von den verschiedensten Boden stammenden Pflanzen, die hier in demselben Boden vorzüglich wachsen. Aber überlässt man sie sich selbst, so werden aus dem dann folgenden Kampfe nur einige wenige (meist einheimische) als Sieger hervorgehen. Die Pflanzen sind of-

fenbar im allgemeinen gegen den Boden ziemlich gleichgültig, wenn man gewisse extreme chemische und physikalische Verhältnisse (z. B. großen Salzgehalt, großen Kalkreichtum, großen Wassergehalt) ausnimmt, — solange sie keine Mitbewerber haben; nur einige wenige Pflanzen kann man vielleicht als in einer oder in anderer Hinsicht obligat ansehen; die allermeisten sind fakultativ, und ihr Vorkommen hängt von den Mitbewerbern ab. Treten solche auf, so beschränkt einer den anderen und die Art geht als Sieger hervor, die die gegebenen Kombinationen von Boden, Licht, Klima etc. am besten ausnutzen kann. So ist die Kiefer *(Pinus silvestris)* nach Fliche in der ganzen Champagne an Kalkboden gebunden und fehlt auf nicht kalkhaltigem Boden; der Grund ist der, daß die Kiefer in der Champagne eine eingeführte Pflanze ist, für die das Klima, ohne schädlich zu sein, doch auch nicht günstig ist; auf dem nicht kalkhaltigem Boden, worauf sie anderswo vorzüglich gedeiht, unterliegt sie hier anderen Arten, und nur auf Kalkboden wird sie herrschend, ohne sich jedoch schön zu entwickeln. Wollte man sie daher kalkliebend nennen, so würde man sich irren; sie wächst wie viele andere Waldbäume auf Boden der verschiedensten Art, bei uns wohl am häufigsten auf Sandboden. Wenn wir in Dänemark die Eiche teils auf feuchtem und festem Thonboden, teils auf trocknem und magerem Sandboden finden, so ist der Grund dafür nicht, daß sie diese Bodenarten vorzugsweise liebt, sondern der, daß sie durch die Buche von den anderen verdrängt wird. Ähnlich geht es mit dem Heidekraute (*Calluna)* und vielen anderen Arten, z. B. *Anthemis Cotula* und *arvensis*, *Carlina vulgaris* und *acaulis*, *Prunella vulgaris* und *grandiflora*, *Veronica Teucrium* und *Chamaedrys* etc. (vgl. Ludwig, S. 121). In den Alpen kämpfen z. B. nach Nägeli (II) *Rhododendron ferrugineum* und *Rh. hirsutum*, sowie *Achillea moschata* und *A. atrata* (Kiesel- und Kalkpflanzen). P. E. Müller hat mehrere Beispiele dafür beigebracht, daß die Waldbäume in den Gebirgen einander in derselben Weise beschränken; stattliche Hochwälder der Weißtanne z. B. grenzen plötzlich an stattliche Wälder einer anderen Art, ohne daß an den Grenzen von schlechtem Gedeihen die Rede ist. Auch Bonnier und andere kamen zu dem Ergebnis, dass die in einer Gegend durchaus an Kalk gebundenen Arten in einer anderen kalkfliehend sein und sich anderswo gegen den Boden gleich-

gültig verhalten können. In der Mitte ihres Verbreitungsgebietes ist eine Art im Nährboden oft nicht wählerisch; aber außerhalb jener Mitte wird sie von anderen Arten gezwungen, einen bestimmten zu wählen. Vergl. im übrigen den 7. Abschnitt.

Ein bemerkenswertes Beispiel dafür, daß sich eine Pflanze in einer anderen Gegend als in ihrer eigentlichen Heimat mit großer Fülle entwickeln kann, ist *Salsola Kali*, unsere gemeine Strandpflanze, die auf den Kornfeldern Nordamerikas das ärgste Unkraut geworden ist; sie setzt sich stellenweise in den fast ausschließlichen Besitz des Bodens.

15. Kap. Die Wirkung einer leblosen Decke über der Vegetation.

Die Wirkung einer leblosen Decke hängt unter anderem davon ab, wie lose oder fest sie ist; je loser, desto größer ist die Wirkung in folgenden Hinsichten:

1. Es wird Wasser eingesaugt, die Verdunstung herabgesetzt, die Bodenfeuchtigkeit erhöht.
2. Die Ausstrahlung wird herabgesetzt.
3. Die Schwankungen und die Gegensätze der Temperatur werden im ganzen vermindert.

Es kommen hier namentlich zwei Arten von Decken in Betracht, der Schnee und das gefallene Laub.

Der Schnee. Es ist von alters her anerkannt, daß der Schnee die Vegetation in hohem Grade beschützen kann. Daß Schnee das Erfrieren der Wintersaat verhindert, ist wohlbekannt. In den Hochalpen sollen Schneefälle im Sommer bisweilen die Pflanzen davor schützen, der trocknen Kälte und der Verdunstung ausgesetzt zu werden, die nach solchen Schneefällen oft eintreten. Jede Fläche in den Polarländern, von der die Stürme im Winter die Schneedecke wegfegen, hat eine andere Vegetation, als die mit Schnee bedeckten Einsenkungen; auf den Tundren Lapplands z. B. siegt namentlich *Lecanora tartarea*, während die Strauchflechten auf den mehr geschützten Stellen dicht und hoch wachsen können (Kihlman). Die Verteilung der Schneedecke ist für die Verteilung ganzer, bestimmter Bestände entscheidend: einige werden auf Kosten anderer

geschützt; die im Winter mit Schnee bedeckten Stellen sind im Sommer gewöhnlich an Arten und Individuen am reichsten. Die Schneedecke ist also geographisch wichtig.

Die Schneedecke hat auch eine gestaltende Bedeutung. Einesteils kann hierher der Einfluß gerechnet werden, den große Schneelasten in den Hochalpen auf die Gestalten der Bäume und der Sträucher (vgl. namentlich die von *Pinus montana* gebildeten Krummholz- oder Legföhrengestrüppe), aber auch auf andere in Gestrüppform auftretende Bäume (wie *Juniperus*, *Alnus viridis*, *Fagus silvatica* u. a.; Birkengestrüppe in Südgrönland) ausüben, indem die Stämme zum Boden niedergedrückt werden und auf Abhängen niederliegen (Kerner, Rosenvinge, Wille u. a.). Andernteils sei darauf hingewiesen, daß *Juniperus* und *Picea excelsa* in Lappland Gestrüppe bilden (vgl. Kihlmans Figuren), die dadurch auftreten, daß alle aus der Schneedecke herausragenden Zweige regelmäßig absterben und daß die Individuen niedrige, tisch- oder schirmförmige Kronen erhalten.

Die Gründe für diese Bedeutung der Schneedecke sind folgende.

Erstens spielen die Wärmeverhältnisse des Schneees eine Rolle, aber kaum die größte. Ganz gewiß hält der Schnee wegen seiner sehr geringen Wärmeleitungsfähigkeit den Boden wärmer, und je tiefer man im Schnee hinabgeht, desto weniger kalt ist er, so daß der unter tiefem Schnee liegende Boden geringerer Kälte ausgesetzt ist, als der nackte Boden. Aber dieses reicht doch nicht hin, um die vorgefundenen Thatsachen zu erklären. Daß die Wärmeschwankungen vermindert werden, daß die Pflanzen nicht dem Wechsel zwischen der Hitze des Tages und der Kälte der Nacht ausgesetzt werden, kann auch nicht große Bedeutung haben; der Schnee wird namentlich gegen ein zu plötzliches Auftauen schützen, das ja gefährlich werden kann (S. 23).

Viel wichtiger ist die Bedeutung des Schneees für den Wassergehalt der Pflanzen.

Der Schnee schützt gegen Verdunstung. Hierin muß der Grund für die Erhaltung vieler Arten während des Winters und ferner der für das von Kihlman u. a. erwähnte Absterben von Zweigen, die den Schnee überragen, gesucht werden. Nicht die niedrigen Wärmegrade töten diese Zweige, sondern die in den Polarländern herrschende große Lufttrockenheit und die heftigen Stürme,

die die Verdunstung steigern. Zweige und ganze Pflanzen verwelken durch Austrocknung (Kihlman).

Durch den Tod vieler Zweige und durch das Auftreten neuer an abnormen Stellen werden die abweichenden, teilweise verbogenen und gekrümmten Gestalten hervorgerufen (vgl. S. 37).

Es sind gleichfalls die Wasserverhältnisse, die auf die topographische Verteilung der Arten einwirken, nämlich die durch die ungleiche Verteilung der Schneedecke hervorgerufene ungleiche Verteilung des Wassers im Boden. Die mit Schnee erfüllten Einsenkungen halten sich länger feucht als die höheren und Schnee freien Stellen, vielleicht sogar durch die ganze Vegetationszeit.

Die Schneedecke erhält durch ihre Dicke an vielen Orten, z. B. in den Steppen von Rußland und Nordamerika, als Wasseransammlung Bedeutung; je nach der reicheren oder der geringeren Versorgung des Bodens wird die Vegetation der folgenden Vegetationszeit reicher oder spärlicher. Der Schnee schützt auch gegen die besonders durch den Barfrost verursachten Volumenveränderungen der gefrorenen Erde, wodurch die Pflanzen losgerissen und aus der Erde gehoben werden.

Wenn eine Schneedecke in gewissen Fällen eine schädliche Wirkung hat, z. B. in Einsenkungen der Felder eine solche auf die dichte und üppige Wintersaat, so ist der Grund vielleicht der, daß diese erstickt wird, indem der Luftzutritt erschwert wird.

Ferner erhält die Schneedecke für angrenzende Abhänge dadurch Bedeutung, daß das schmelzende Schneewasser sie benetzt. In Grönland können, wie S. 56 erwähnt, die Nordabhänge einer Gebirgskette im Sommer frisch und üppig grün (namentlich moosreich) sein, während die Südabhänge gleichzeitig trocken und verbrannt dastehen, weil die Nordabhänge unter anderem von dem langsam schmelzenden Schnee lange benetzt werden, während dieser von den Südabhängen schnell verschwindet.

Eine Schneedecke verkürzt die Vegetationszeit, indem sie den Boden abkühlt und die Pflanzen hindert, so früh zum Leben zu erwachen, wie auf den schneefreien Stellen. Auch dieses greift in die Haushaltung und die Verteilung der Arten tief ein; gewisse Arten erhalten an den Stellen, wo sich der Schnee zu lagern pflegt, eine zu kurze Vegetationszeit oder einen zu kalten Boden und werden von diesen Stellen ausgeschlossen; andere Arten

werden hierdurch gerade begünstigt. Blytt teilt z. B. mit, daß rings um die Schneeansammlungen der norwegischen Gebirge, die zwar jeden Sommer etwas einschmelzen, aber kaum jemals ganz schwinden, die Flora wegen der kurzen Vegetationszeit hochalpin ist und eigentlich zu einer größeren Höhe über dem Meere passt, als jene Stellen sie haben. Selbst an Orten, wo der Schnee nur in besonders warmen Sommern schmilzt, kann man Vegetation finden. Diese muß mehrere Jahre unter dem Schnee geruht haben, bevor sie wieder erwachte. Selbstverständlich giebt es viele Stellen, wo der Schnee so lange liegen bleibt, daß jede Vegetation überhaupt unmöglich gemacht wird.

Man sieht leicht, dass die orographischen und die anderen Verhältnisse, die auf das Schmelzen der Schneedecke einwirken (die Neigung und die Neigungsrichtung des Bodens, die Beschaffenheit der Winde, die Wärmekapazität des Bodens selbst etc.) dadurch pflanzen-geographische Bedeutung erhalten.

Tote Pflanzendecken. Die andere Art Decke ist das alte zu Boden gefallene Laub oder die alte verwelkte Grasdecke. Gefallenes Laub treffen wir besonders in den Wäldern (nicht nur in den das Laub jährlich gänzlich wechselnden, sondern auch in den immergrünen), eine verwelkte Grasdecke auf vielen dichten Weiden, Wiesen und Savannen.

Diese Decken müssen eine ähnliche physikalische Wirkung wie der Schnee haben, den Boden wärmer machen, die Wärmeextreme vermindern, den Boden feuchter halten etc.; manche Pflanze hält auf dem Waldboden ohne einen solchen Schutz gegen Austrocknung kaum aus (von Schutz gegen Kälte ist hier noch weniger die Rede als beim Schnee). Wegen der Eigenschaften der verschiedenen Waldbodendecken sei hier z. B. auf Ramann verwiesen.

Die Laubdecke wirkt auf die Humusbildung im Boden in hohem Grade ein, verbessert diesen dadurch und erhält auch für das Tierleben im Waldboden eine große Bedeutung: sie bewahrt die Feuchtigkeit und verschafft den Tieren des Waldbodens, unter denen die Regenwürmer die wichtigsten zu sein scheinen, Nahrung (vgl. 17. Kap.). Eines wie das andere hindert den Waldboden, aus Humus in Rohhumus überzugehen, und verhindert alle Veränderungen in der Bodendecke, die hiermit gleichzeitig einhergehen und in die

Haushaltung des ganzen Waldes mächtig eingreifen würden (P. E. Müller).

In diesem Zusammenhange sei der Nutzen erwähnt, den gewisse andere Pflanzen, namentlich Polar- und Hochgebirgspflanzen sowie Wüstenpflanzen, von ihren alten, abgestorbenen Teilen haben.

Es ist eine längst wohlbekannte, schon auf S. 23 erwähnte Sache, daß die alten toten Blätter auf den Zweigen der subglacialen Pflanzen in großer Menge sitzen bleiben, sie dadurch in dichte Decken einhüllen, deren Dichtigkeit ferner durch die Bildung gedrängter, kurzer Zweige vermehrt wird. Dieses ist offenbar eine Folge davon, daß die Auflösungs- und die Verwesungsprozesse in dem kalten Klima äußerst langsam vor sich gehen (Bakterien gedeihen nicht), und hat für die Pflanzen den Nutzen, daß ihre Transpiration erschwert wird. Die Natur hüllt die Pflanzen ein, wie der Gärtner seine empfindlichen Gewächse.

Gewisse auf trocknem Felsboden und an ähnlichen trocknen Orten wachsende Arten werden ebenso von alten Zweig- und Blattresten eingehüllt; hier verhindert der Mangel an Feuchtigkeit, nicht der an Wärme, die Auflösungsprozesse durch Pilze und Bakterien. Ob jene Pflanzen davon einen Nutzen haben, lässt sich noch nicht im allgemeinen sagen, ist aber wahrscheinlich. Teils kann man meinen, daß diese alten Pflanzenteile gegen Verdunstung schützen, teils, daß sie als Wasser saugende und festhaltende Organe dienen. Hierbei sei auf die Tunikagräser (Hackel, Warming, VIII), auf die Blattscheidenhüllen und die Wurzelhüllen von *Velloziaceae* sowie auf die Wurzelhüllen von *Dicksonia* und einzelner anderen Farne hingewiesen (Warming, XI).

16. Kap. Die Wirkungen einer lebenden Pflanzendecke auf den Boden.

Jede Pflanzendecke wirkt auf die physikalischen Verhältnisse des Bodens ein, desto mehr, je dichter und höher sie ist, je länger sie lebt. Am meisten wirken daher die Wälder ein; deshalb ist die Waldbodenvegetation ganz anderen physikalischen Verhältnissen unterworfen als die Pflanzen des Hochwaldes selbst.

Die Wirkungen gehen teilweise in derselben Richtung wie die der toten Decken.

1. Die Wärmeverhältnisse im Boden werden verändert. Die Pflanzendecke verringert die Ausstrahlung und ferner die Wirkung der Sonnenwärme. Die Wärmeschwankungen werden daher weniger stark, sowohl die täglichen als die jährlichen. Nackter Boden ist am Tage wärmer, nachts kälter als bewachsener; nackter Boden ist im Sommer gleichfalls wärmer, im Winter kälter als bewachsener. Aber die Mitteltemperatur des bewachsenen Bodens kann niedriger werden, als beim nackten Boden, im Walde jedenfalls 1—2°. Nach Ebermayer ist die Wärme in der Oberfläche des Waldbodens selten höher als 25° C. Die Amplituden des Jahres nehmen in folgender Reihenfolge ab: bei Luft, nacktem Boden, Moosdecken, Buchenwäldern, Rottannenwäldern. In den Wäldern trägt natürlich die tote Decke zur Erhöhung der Wirkungen bei.

2. Der Wassergehalt des Bodens wird beeinflusst. Ein Teil der Niederschläge geht dem Boden verloren, indem er sich auf den Pflanzen absetzt und verdunstet; besonders gilt dieses von den schwächeren Niederschlägen. In Wäldern gehen etwa 15 % der Niederschläge verloren, in Nadelwäldern mehr als in Laubwäldern. Wird jedoch das Vermögen des Bodens, die Feuchtigkeit festzuhalten, erhöht, so ist er gegen Verdunstung geschützt, der Schnee schmilzt langsamer, und das Schneewasser wird vom Boden in höherem Grade aufgenommen.

Anderseits wirkt die Pflanzendecke auf den Boden austrocknend ein, desto stärker, je dichter sie ist, weil die Pflanzen aus dem Boden Wasser aufnehmen und durch Transpiration entweichen lassen (S. 52).

3. Der Boden wird im allgemeinen weniger fest als nackter Boden, weil der Regen nicht zu starker mechanischer Einwirkung kommen kann; auch die Tiere (Regenwürmer) spielen hierbei mehr mittelbar eine Rolle.

4. Die Beleuchtung wird auf dem von Pflanzen bedeckten Boden gedämpft.

5. Endlich kann angeführt werden, daß die Luft unter der Pflanzendecke, besonders im Walde, verändert wird; sie wird kühler und feuchter.

Auch die Luft über bewachsenem Boden, besonders über Wäldern, wird kühler, was eine stärkere Taubildung, reichlicheren

Nebel und Regen veranlasst. Der Einfluß des Waldes auf das Klima ist oft behandelt worden; er geht in zwei Richtungen, teils vermehrt er die Niederschläge in gewissen Gegenden (in Ebenen jedoch gewiß nicht oder sehr unbedeutend; Untersuchungen in Dänemark und desgleichen in Schweden und Norwegen haben keine nennenswerte Vermehrung nachgewiesen), teils hindert er das gefallene Wasser, schnell wegzufließen, den Pflanzen verloren zu gehen und Ueberschwemmungen zu verursachen.

Die Moosdecke muß besonders erwähnt werden, weil sie namentlich auf den Wassergehalt des Bodens etwas anders als eine andere Pflanzendecke wirkt.

Es besteht ein Unterschied nach der Art der Moosdecke: Einige Moose (*Hypnum* und verwandte) bilden 5—6 cm dicke, dichte, auf dem Boden lose liegende Polster; die Stengel anderer Moose sind in einen Filz von Rhizoiden eingehüllt, ihre Vorkeime und Rhizoiden durchweben den Boden mit einem sehr dichten Filz und bringen Rohhumus hervor (*Polytrichum, Dicranum*). Die Moose müssen daher auf den Boden verschieden einwirken. Aber im ganzen gilt (nach Oltmanns) folgendes.

1. Der Moosteppich wirkt wie ein Schwamm. Die dichten, niedrigen Teppiche mit den zahllosen Kapillarräumen zwischen Blättern und Rhizoiden nehmen kapillar und an der Oberfläche Wasser auf, aber durch Aufsaugen aus dem Boden und durch inneren Transport gar nicht oder viel weniger (der anatomische Bau ist der Ausdruck hiervon; Haberlandt). Daher schlucken und verdunsten die lebenden und die toten Moosteppiche ungefähr gleichviel Wasser.

2. Moosteppiche trocknen den Boden nicht aus. Da die Moose, besonders die lose liegenden Polster, aus dem Boden nicht viel Wasser aufnehmen, trocknen sie den Boden weniger aus als andere Vegetation und schützen trocknen, sich leicht erwärmenden Boden gegen Austrocknung. Die Verdunstung geht zwar aus einer Moosdecke rascher vor sich, als aus einer toten Decke, aber die Moosdecken halten den Boden im ganzen feucht und kalt, und auf nassem und beschattetem Boden rufen sie leicht Versumpfung hervor.

Auch auf die chemischen Verhältnisse des Bodens wird eine Pflanzendecke einwirken können, indem verschiedene Vegetationen in den Nahrungsinhalt des Bodens und das Absorptionsvermögen in verschiedener Weise eingreifen, ihm verschiedene anorganische Stoffe

wegnehmen und ihn mit organischen bereichern. Fruchtwechsel und Düngung werden für den Landwirt eine Notwendigkeit, weil er bei jeder Ernte beständig gewisse Mengen der Nahrungsstoffe des Bodens wegführt. Der Forstwirt thut dieses gewöhnlich in weit geringerem Grade (außer wo man beständig das gefallene Laub zur Streu wegnimmt), und Düngung ist daher im Walde meist nicht notwendig. Der Wind führt jedoch aus vielen Wäldern Laub fort und ruft dadurch große Boden- und Vegetationsveränderungen hervor. Wenn man den Grund zu dem bekannten Wechsel der Waldvegetation, der in Dänemark in Jahrtausenden vor sich gegangen ist, in einer Art Wechselwirtschaft der Natur hat suchen wollen, indem jede Waldbaumart den Boden aussaugen und dadurch einerseits zu fortgesetztem Wachstum für sich selbst weniger passend machen sollte, anderseits ihn für andere Arten zubereiten sollte, so scheint dieses nur bis zu einem gewissen Grade richtig zu sein. Die Wälder geben nicht nur dem Boden zurück, was sie aus ihm nehmen, sondern bereichern ihn sogar, indem sie ihm beständig namentlich mehr Kohlenstoff zuführen; jede Generation wird so im natürlichen Verlaufe der Dinge einen reicheren Boden vorfinden als die vorhergehende. Wäre der Boden eine Ursache gewesen, so hätten die späteren Waldbäume vermutlich anspruchsvoller sein müssen als die vorhergehenden. Von den Mikroorganismen weiß man, daß eine Art im Nährboden so viele ihrer eigenen Stoffwechselprodukte anhäufen kann, daß sie selbst in ihm nicht gedeihen kann. Es ist möglich, daß solches bis zu einem gewissen geringen Grade auch für die höheren Pflanzen gelte. Aber die erwähnte große Vegetationsveränderung ist doch eher anderen Gründen zuzuschreiben, nämlich der zunehmenden Milde des Klimas, dem Eingreifen des Menschen durch Waldausrodung sowie den Pflanzenwanderungen und den Kämpfen der Arten untereinander.

17. Kap. Die Thätigkeit der Tiere und der Pflanzen im Boden.

Zwischen dem Pflanzen- und dem Tierleben eines Standortes besteht ein inniges und verwickeltes Wechselverhältnis, das sich in verschiedener Weise ausdrückt und für spätere Studien die interessantesten biologischen Ergebnisse verspricht. Hier sollen nur zwei Seiten hervorgehoben werden.

Der Boden wird von vielen Tierarten durchwühlt, der Landboden besonders von Regenwürmern, Insekten und Insektenlarven, Tausendfüßen, Kellerasseln, Ameisen u. a., auch von Tieren, die jenen nachstellen, z. B. von Maulwürfen, der Meeresboden von kleinen Krustaceen, Röhrenwürmern (*Sedentaria* oder *Tubicolae*) u. a. Die oberste Schicht von Wald- und Ackerboden besteht gewöhnlich aus einem innigen Gemische von mineralischen Teilen, von Tierresten und von Resten der früheren Vegetationen, wie Blättern, Zweigstückchen, Fruchtresten, Samen etc., die sich in verschiedenen Graden der Zersetzung und der Bearbeitung durch die Tiere befinden.

Der Landboden, der an Tieren reich ist, ist auch für Vegetation günstig, gerade weil er an Humusstoffen reich ist (vgl. S. 68); und fehlt das Tierleben, so ist die Vegetation gewöhnlich niedrig und gedrückt. Die Tiere wirken auf den Boden und dadurch auf die Vegetation besonders auf viererlei Art ein: 1) Sie zerkleinern die Pflanzenreste mit ihren Mundteilen oder, wie die Regenwürmer, in ihrem Magen mit Hilfe der verschluckten Steinchen, 2) sie vermischen in ihren Eingeweiden ihre Nahrung mit mineralischen Teilen des Bodens, d. h. sie befördern die Humusbildung, indem sie einen fein gemischten Boden bilden, 3) sie vergraben im Boden Pflanzenteile, 4) sie machen den Boden durch die von ihnen gebildeten Röhren und Gänge poröser und mehr durchlüftet (der Boden wird »mürbe«), und die abgelagerten Exkremente dienen auch dazu, den Boden krümelig und porös zu machen; die Tiere sorgen dadurch für Drainage.

Namentlich spielen die Regenwürmer im Landboden eine Rolle. In Dänemark sind namentlich die beiden großen Arten *Lumbricus terrester* und *rubellus*, außerdem *L. purpureus*, *Allolobophora turgida* und *Euchytreus*-Arten bedeutungsvoll. Sie bilden Gänge, die senkrecht, bis 2 m und tiefer in den Boden hinabgehen und wodurch die Wurzeln tief in die Erde hinabgelangen können. Die Gänge werden mit Pflanzennahrungsstoffen (Blattresten und Exkrementen) ausgefüllt. Fünf andere Arten leben in der Ackerkrume. Bisweilen sind sie in so großen Mengen vorhanden, daß 200000 Individuen auf einer Tönde (0,55 Hektar) Land vorkommen.

Nachts und bei feuchtem, dunkelm Wetter kommen sie aus ihren Gängen hervor und lagern ihre Exkremente in krümeligen Häufchen oben auf dem Boden ab. Sie zerkleinern die Pflanzenreste, bearbeiten sie mechanisch und vermischen sie innig mit den mine-

ralischen Teilen, die sie auch verschluckten. Dazu kommt, daß ihre alkalischen Verdauungsflüssigkeiten die Humussäuren des Bodens neutralisieren. Schatten, Schutz vor dem Winde und feuchte Luft befördern das reiche Tierleben des Bodens; Schatten und Schutz vor dem Winde sind daher auch für die Vegetation mittelbar von Bedeutung. Wenn ein Waldboden der Sonne ausgesetzt wird und der Wind das Laub wegfegt, so verschwinden die Regenwürmer, der Boden wird trocken und hart, die Vegetation gehemmt. In saurem Boden, in Sümpfen, auf Heiden und Dünen fehlen die Regenwürmer. Von ihrer Anwesenheit oder ihrem Mangel hängt das Vorkommen von Humus- und Rohhumusboden in unseren Wäldern und Heiden ab, wie P. E. Müller nachgewiesen hat. Selbst auf den Wuchs der Rhizompflanzen in den Wäldern wirken sie ein; ihr Auftreten oder ihr Mangel ruft eine Reihe Variationen in der Art des Bodens hervor, denen eine Reihe Variationen in der Pflanzendecke entsprechen (P. E. Müller, IV).

Die Naturgeschichte der Regenwürmer ist besonders von Darwin, V. Hensen, P. E. Müller, Wollny, in den Tropen von C. Keller studiert worden.

Eine ähnliche, jedoch offenbar durchaus nicht so bedeutende Rolle, wie sie die Regenwürmer in dem Pflanzenleben des Landbodens spielen, haben die *Arenicola*-Arten in der *Zostera*-Vegetation an unseren Küsten (Rosenvinge).

Als ein anderes Beispiel dafür, wie die Tiere auf die Vegetation einwirken können, sei darauf hingewiesen, daß Maulwurfshaufen und Ameisenhaufen sehr oft eine etwas andere Vegetation tragen als der umgebende Boden (Buchenau in Landwirtsch. Versuchsstat. 19. Bd., S. 170; Warming, XII; P. E. Müller, IV; vgl. S. 73).

Eine weit wichtigere Rolle als die Tiere spielen jedoch sicher die saprophilen Pflanzen des Bodens, nämlich Pilze und Bakterien.

Pilze im Boden. Gewiß in jedem humusreichen Boden leben Pilzmycelien; der Waldboden legt im Herbste durch seinen Reichtum an Basidiomyceten dafür Zeugnis ab, in welchem Grade er von jenen durchwebt ist. Aber selbst wenn keine oder nur wenige Pilze zur oberirdischen Entwicklung kommen, kann die mikroskopische Untersuchung sie gewiß in jedem humusreichen Boden nachweisen, selbst in saurem Heidetorf; Fäden von *Cladosporium humifaciens* u. a. treten hier auf, wie auch die Wurzeln von *Calluna* u. a. ebenso

wie die meisten Waldbäume und ein Teil der auf Humus lebenden mehrjährigen Kräuter Mykorrhizen haben.

Noch wichtiger sind die Bakterien. Sie finden sich sozusagen in jedem Boden und in jedem Wasser, in den Landboden, in den verschiedensten Schlammbildungen, in Salz- wie in Süßwasser. In den obersten Bodenschichten, besonders rings um bewohnte Stellen, sind sie in Millionen und aber Millionen vorhanden; ihre Anzahl nimmt in dem bewachsenen Boden ungefähr bis $^{1}/_{2}$—$^{3}/_{4}$ m Tiefe zu, sinkt darauf sehr rasch, und etwa von 2 m Tiefe an finden sich in der Regel keine mehr: der Boden hat sie aus dem hinabsickernden Wasser abfiltriert. Versuche von Adametz ergaben (nach Sacchse) folgende Zahlen. Es fanden sich:

in 1 g Sandboden an der Oberfläche	380 000	Individuen
» » » » in 20—25 cm Tiefe	460 000	»
» » » Thonboden an der Oberfläche	500 000	»
» » » » in 20—25 cm Tiefe	464 000	»

Andere haben in 1 g Boden etwa bis eine Million Bakterien gefunden. Die Menge muß natürlich von verschiedenen Verhältnissen abhängen.

Die Artenanzahl ist wahrscheinlich außerordentlich groß, und von einigen Bakterien weiß man sicher, daß sie in der Naturgeschichte des Bodens eine bedeutende Rolle spielen. Einige sind aerob, andere anaerob. Es kommen nicht nur gewöhnliche Fäulnisbakterien vor, wovon viele für die Zusammensetzung der Bodenluft von größter Bedeutung sind, sondern auch Krankheiten erregende Bakterien (z. B. *Bacillus tetani*, der den Starrkrampf hervorruft) und Arten, namentlich die Salpeterbakterien, die im Boden wichtige chemische Verbindungen bilden. Schlösing und Müntz haben zuerst nachgewiesen, daß die Salpeterbildung im Boden durch Mikroorganismen verursacht wird, weil stickstoffhaltiger Boden, worin dieser Prozeß vor sich gehen kann, die Fähigkeit dazu verliert, wenn er auf 110° erwärmt wird, sie aber wiedererhält, wenn nicht sterilisierter Boden ihm beigemischt wird, und weil Chloroform dem Prozeß augenblicklich Einhalt thut. Winogradsky war der erste, der diese Organismen, deren es mehrere Arten zu geben scheint, isolierte. Sie lieben einen durchlüfteten, mäßig feuchten, stickstoffhaltigen und alkalischen Boden von 10—45° C. Nach Müntz spielen die Salpeterbakterien bei der Verwitterung

der Gesteinsarten eine wichtige Rolle, indem sie in die feinsten Poren hinabdringen und ihre chemische Wirksamkeit ausüben.

Einen Boden mit freien Säuren (Humussäuren) lieben die Bakterien nicht; daher gibt es in Torf und ähnlichem Boden wenige.

18. Kap. Einige orographische und andere Faktoren.

Die verschiedenen Faktoren, die im vorhergehenden behandelt sind, finden sich in der Natur auf so verschiedene Weise und in einer solchen Menge von Abstufungen vereinigt, daß in der Beschaffenheit der Standorte und in den Verschiedenheiten der Vegetation die reichste Mannigfaltigkeit entsteht. Aber Mannigfaltigkeit und Abwechselung werden ferner durch die Modifikationen vermehrt, die durch gewisse geographische, zunächst durch orographische Faktoren bewirkt werden. Zu ihnen gehören namentlich die Richtung der Gebirgsketten und der Thäler, die Höhe der Gebirgsketten, die Steilheit und die Neigungsrichtung der Abhänge etc.

Die Richtung und die Höhe der Gebirgsketten haben die allergrößte klimatische Bedeutung: sie lenken die Winde in bestimmten Richtungen ab, rufen Föhne hervor, fangen die Feuchtigkeit der Winde auf bestimmten Seiten auf und verdichten die Wasserdämpfe in den höheren Regionen zu Wolken und Regen, weshalb es auf gewissen Seiten oder von einer gewissen Höhe über dem Meere ab üppige Wälder geben kann, während es auf anderen Seiten oder darunter äußerst trocken ist. So sind die Küstengebirge Brasiliens regnerisch und bewaldet; aber das Innere ist trocken, weil die Feuchtigkeit des Passates verdichtet und abgesetzt ist, bevor sie dahin gelangt; und die niedrigeren westindischen Inseln sind trocken und regenarm, während die höheren große Niederschläge und üppigere Vegetation haben. Selbst im kleinen können sich die Oberflächenverhältnisse geltend machen; z. B. führt Blytt (III) an, daß steile, nach Süden gewandte Felsenwände die Wärmeverhältnisse der betreffenden Vegetation verändern; unter den hohen Felsenwänden findet sich bei Christiania eine Vegetation, die reich und abwechselnd ist und namentlich mehrere südliche Arten enthält, weil hier an Sonnentagen eine brennende Hitze herrscht.

Von der Steilheit der Abhänge (von dem Neigungswinkel gegen den Horizont) hängt es ab, ob die Produkte der Ver-

witterung und der Humusbildung liegen bleiben können oder hinabgespült werden, wie schnell das Wasser von der Oberfläche wegströmt, wie sehr diese also durchnässt wird, wie dicht und wie hoch eine Vegetation wird, und endlich wie stark die Sonnenstrahlen den Boden erwärmen können (vgl. S. 56).

Von der Neigungsrichtung (Exposition) der Abhänge hängt es wesentlich ab, welche Vereine zur Entwicklung kommen. Die von Sonne und Wind getroffenen Abhänge tragen eine ganz andere Vegetation, als die weniger sonnigen oder weniger dem Winde ausgesetzten. Außer dem S. 56 angeführten sei erwähnt, daß die südwestlichen Abhänge in den russischen Ostseeprovinzen eine mehr hydrophile, die Nordostabhänge eine mehr xerophile Vegetation tragen, weil die südwestlichen Winde Feuchtigkeit, die nordöstlichen Trockenheit bringen (Klinge). Selbst in sehr kleinen Verhältnissen kann die Neigungsrichtung für die Vegetation eine Rolle spielen, z. B. in den Dünen; Giltay hat einige Beobachtungen über den Unterschied in Wärme und Luftfeuchtigkeit gemacht, der auf nur wenige Schritte voneinander entfernten Nord- und Südabhängen der Dünen Hollands herrschen kann.

Auch der verschiedene geognostische Bau, z. B. die verschiedene Neigung der Schichten, ruft Vegetationsunterschiede hervor. Diese Neigung wirkt auf den Lauf des Wassers, auf das Hervortreten von Quellen und dadurch auf die Vegetation ein. Außerdem kann die Beschaffenheit der Oberfläche selbst ganz verschieden sein, je nachdem diese mit der Falllinie der Schichten einen Winkel bildet oder mit ihr ungefähr parallel geht; im ersten Falle kann die Oberfläche steil und kiesig sowie trocken sein, so daß sich nur eine zerstreute und krüppelige Vegetation entwickeln kann, während sie sich in dem anderen Falle allmählich neigt, an Wasser reicher ist und infolgedessen eine dichte und üppige Vegetation trägt. Beispiele hierfür wird man in vielen Gegenden mit Schiefergebirgen finden.

Zweiter Abschnitt.

Das Zusammenleben und die Pflanzenvereine.

1. Kap. Das Zusammenleben der lebenden Wesen.

Die leblosen, physikalischen, chemischen und anderen Faktoren, die im ersten Abschnitte behandelt wurden, reichen durchaus nicht zum vollen Verständnis der Vereinsverhältnisse im Pflanzenreiche hin. Schon S. 79 wurde ein anderer Faktor, nämlich der Wettbewerb zwischen den Pflanzenarten untereinander, als von so großer Bedeutung hervorgehoben, daß viele Arten von großen Gebieten der Erdoberfläche nicht durch den unmittelbaren Eingriff der leblosen Faktoren, sondern durch ihren mittelbaren Eingriff, durch den Nahrungswettbewerb mit anderen, stärkeren Pflanzenarten, ausgeschlossen werden.

Auch ein anderer Faktor, das Tierleben, hat für die Art und die Haushaltung der Vegetation große Bedeutung. Die Rolle der Regenwürmer, der Insekten und anderer kleinen Tiere bei den physikalischen oder den chemischen Änderungen des Bodens wurde schon behandelt. Das Tierleben greift jedoch auch auf vielerlei andere Art in das Leben der Pflanzen ein, und allen lebenden Geschöpfen steht der Mensch als der voran, der die größten Veränderungen in den Pflanzenvereinen und Kämpfe zwischen diesen hervorruft.

Die mannigfaltigen, verwickelten Wechselverhältnisse der lebenden Wesen sind Umstände von allergrößter Bedeutung für das Pflanzenleben und die Pflanzenvereine, so daß sie in einem besonderen Abschnitte behandelt zu werden verdienen.

2. Kap. Die Eingriffe des Menschen.

Auf vielfache Art stehen der Mensch und die Pflanzenwelt in Wechselwirkung. Obwohl die Pflanzenwelt auf den Menschen einwirkt, ist dieser doch bei weitem der stärkere, und die Vegetation wird in dem Grade sein Werk, daß es bald nur wenige Gegenden der Erde geben wird, wo er nicht umbildend und zerstörend eingegriffen hat, indem er die Vegetation nach seinem Gebrauch ein-

richtete oder indirekt auf sie einwirkte. Hier sei nur angedeutet, wie der Mensch, teils direkt, teils indirekt, durch seine Bearbeitung des Bodens, durch seine Kulturpflanzen und seine Haustiere, in den Zustand und in die ökonomische Stellung der ursprünglichen Pflanzenvereine eingreift, und wie er in der Form neuer Kulturpflanzen (z. B. Waldbäume) und neuer Unkräuter den wilden Pflanzen unabsichtlich neue Mitbewerber zuführt. Alte Vereine werden vom Menschen ausgerottet und neue Vereinsformen hervorgebracht; wenn wir z. B. in Südamerika Gebüsche von Unkrautpflanzen verlassenen Plantagenboden bedecken sehen, so ist dieses ein neuer Verein, der natürlich nicht als solcher vorhanden war, bevor der Boden in den Dienst des Menschen genommen wurde, und die betreffenden, nun in riesigen Massen und als ein Verein mit einem besonderen Gepräge und einer besonderen Haushaltung auftretenden Arten müssen vor jener Zeit einzeln am Waldrande und an anderen offenen Stellen zerstreut gewesen sein.

Näheres über die Eingriffe des Menschen folgt im 7. Abschnitte.

3. Kap. Das Zusammenleben mit den Tieren.

Durch die biologischen Forschungen der Gegenwart, zu denen Darwins Arbeiten den Anstoß gegeben haben, sind wir über mannigfaltige und verwickelte Verhältnisse des Zusammenlebens zwischen Tieren und Pflanzen und über Anpassungen der Pflanzen an Tiere und umgekehrt aufgeklärt worden.

In floristisch-geographischer Hinsicht kann an den Zusammenhang zwischen dem Verbreitungsgebiete gewisser Pflanzen und Tiere, z. B. zwischen *Aconitum* und *Bombus* erinnert werden (Kronfeld in Englers Bot. Jahrbüch. XI), oder daran, daß die Vanille auf Mauritius, wohin sie am Anfange dieses Jahrhundertes eingeführt wurde, nur nach künstlicher Bestäubung Frucht bringt, weil die zur Bestäubung passenden Insekten dort fehlen, oder an die Beziehung, die nach Aurivillius zwischen der Insektenfauna des hohen Nordens und den biologischen Blumentypen der hochnordischen Flora besteht.

Es sei ferner auf die ganz verschiedene Rolle hingewiesen, die mit Hilfe von Wind oder von Insekten bestäubte Blüten in der Physiognomie des ganzen Pflanzenvereines und der Landschaft spielen. Die Bäume der nordischen Wälder sind an Windbestäubung ange-

passt, die der tropischen größtenteils an Insektenbestäubung, und hiermit gehen Unterschiede in der Blütenpracht einher, die dem Walde ein ganz verschiedenes Gepräge geben.

Viele ozeanische Inseln, z. B. die Galapagosinseln, sind arm an Blütenpflanzen mit schön gefärbten Blüten, aber reich an Farnen oder an Pflanzen mit kleinen und unansehnlichen Blüten; und dieses muß vermutlich mit der Dürftigkeit der Insektenfauna in Verbindung gesetzt werden.

Daß gewisse Pflanzenvereine in unserer nordischen Natur einen besonderen Charakter haben können, der durch die Formen der Blütenstände und durch die Stellung der Blüten im Einklange mit der Stufe, die die Vereine in der Vegetation einnehmen, und mit den Insektenbesuchen ausgedrückt wird, hat Grevillius (II) nachzuweisen gesucht.

Ferner sind z. B. die Bauverhältnisse zu beachten, die für die Pflanzen nützliche Schutzeinrichtungen gegen die Tiere bilden: Gifte, Bitterstoffe, Raphiden, Dornen, Brennhaare, stechende Borsten u. a.; ferner sind zu berücksichtigen: die gegenseitige Anpassung, die sich zwischen Insekten und Blüten findet, die Bauverhältnisse, die die Pflanzen in stand setzen, ihre Früchte oder ihre Samen oder sogar Knospen und Sproßteile mit Hilfe der Tiere zu verbreiten (saftige und gefärbte Früchte, oder Früchte und Samen mit Hakenvorrichtungen oder Drüsenhaaren etc.), das Zusammenleben zu gegenseitigem Nutzen, das zwischen Ameisen und Pflanzen stattfindet (*Cecropia*, *Acacia*, *Triplaris* u. a., nach Belt, Delpino, Schimper, Schumann, Warming, XII, u. a.), das Zusammenleben, das sich zwischen Milben und Pflanzen findet, auf denen Domatien zur Wohnung für jene ausgebildet sind (Lundström, II), und das Zusammenleben, das nach Cienkowski, Entz, Brandt und Geddes zwischen grün oder gelb gefärbten Algen (*Zoochlorella*, *Zooxanthella*) und Tieren (Radiolarien, Infusorien, Flagellaten, *Spongilla*, *Hydra viridis* u. a.) herrscht und das als mutualistisch aufgefasst werden muß, indem die Alge kohlensäurehaltige Nahrung und Sauerstoff herbeischafft, während das Tier ihr Obdach giebt und für die beständige Zuführung von frischem kohlensäurehaltigem Wasser sorgt. Auch sei hier an die Anpassungen der insektenfressenden Pflanzen an ihre eigentümliche Ernährungsart erinnert, ferner daran, daß gewisse Tiere in ökologisch-geographischer Hinsicht dadurch eine große Rolle spielen,

daß sie gewisse Pflanzen suchen und zur Nahrung benutzen; so Hirsche, Hasen, Mäuse und ähnl. in den Wäldern, die großen Wiederkäuer auf den Savannen und Steppen Afrikas etc. Hierdurch werden gewisse Pflanzenarten auf Kosten anderer begünstigt, und das ganze Gepräge des Vereines wird ein anderes.

Diese Abhängigkeits- und Wechselverhältnisse zwischen Pflanzen und Tieren hat Ludwig in seinem Lehrbuche der Biologie der Pflanzen behandelt.

4. Kap. Das Zusammenleben der Pflanzen untereinander.

Verschiedenerlei Bande von sehr verschiedener Stärke können die Pflanzen miteinander verknüpfen; in einigen Fällen greift das Zusammenleben in das Leben der betreffenden Arten tief ein, in anderen Fällen ist es weit loser, sogar rein zufällig. Indem wir im folgenden mit solchen Formen des Zusammenlebens beginnen, wo die Arten am innigsten und am festesten verknüpft, nämlich organisch verbunden sind (eigentliche Symbiose), gehen wir allmählich zu den loseren Formen über und schließen mit den großen Pflanzenvereinen, die viele Arten des Zusammenlebens umfassen und demnächst der Gegenstand unserer Betrachtung sein werden. Die Formen des Zusammenlebens sind gegeneinander nicht scharf abgegrenzt.

Der **Parasitismus** ist die Form des Zusammenlebens, in der die beiden zusammenlebenden Arten am engsten verbunden sein können. Die eine Art versieht die andere mit Nahrung, der Schmarotzer lebt auf oder in seinem »Wirte« und von dessen lebendem Gewebe. Es giebt jedoch Stufen in dem Grade, wie der Schmarotzer an seinen Wirt gebunden ist und seine Nahrung aus ihm ziehen muß. Am abhängigsten sind viele Rostpilze oder die Flachsseide *(Cuscuta Epilinum)* oder *Orobanche*-Arten etc., die nicht nur Ganzparasiten, d. h. außer stande sind, anorganische Nahrung zu benutzen, sondern nur auf einer ganz bestimmten Art leben können.

Weniger abhängig sind die Arten, die auf mehrfache oder auf vielerlei verschiedene Weise gleich gut gedeihen können, entweder innerhalb derselben oder sogar innerhalb verschiedener Familien; *Cuscuta Epithymum* ist eine solche (ganzparasitische) Art, die auf *Calluna*, Labiaten, Papilionaceen u. a. leben kann, und *Viscum al-*

bum ist eine andere (halbparasitische) Art, die etwa auf einem halben Hundert Arten von Laub- und Nadelbäumen schmarotzen kann.

Während gewisse Arten Zwangsschmarotzer (obligate Schmarotzer) sind, die nur als Schmarotzer leben können, sind andere weniger gebunden und können gelegentlich vortrefflich als Saprophyten (Verwesungspflanzen) leben, z. B. der Hallimasch *(Armillaria mellea)*, *Nectria cinnabarina* u. a.

Zwischen dem Schmarotzer und seinem Wirte besteht ein feindliches (einseitig antagonistisches) Verhältnis: der Schmarotzer greift seinen Wirt an und zehrt an seiner Kraft. Der Wirt kann so geschwächt werden, daß er durch den Schmarotzer getötet wird (Orangenbäume können durch Loranthaceen getötet werden); natürlich stirbt dann auch der Schmarotzer.

Der Kampf zwischen einer Art und ihren Parasiten ist für die Zusammensetzung der Vereine von besonders großer Bedeutung. Viele Waldbäume unterliegen dem Angriffe von Pilzen, und die Natur der Waldvegetation ganzer Länder, z. B. von Dänemark, wird hierdurch beeinflusst. Kulturwälder sind dem Angriffe von Schmarotzern mehr ausgesetzt als Naturwälder, weil sich die Schmarotzer in einem gleichförmigen Bestande leichter ausbreiten als in einem ungleichförmigen. Der Parasitenangriff ist neben klimatischen Verhältnissen oft der Grund, weshalb eine Art einer anderen unterliegt.

Helotismus *). Das Zusammenleben zwischen den Flechtenpilzen und den Algen muß man offenbar am richtigsten als Helotismus auffassen. Eine Flechte ist ein Doppelorganismus, von einem Pilz und einer Alge gebildet, die von Hyphen des Pilzes umsponnen und in den Pilzkörper aufgenommen ist. Das Verhältnis wird gewöhnlich als mutualistisch bezeichnet, d. h. die beiden Organismen sollen einander gegenseitig Dienste leisten, und dieses ist ja wohl auch richtig, indem die Alge offenbar durch ihr Chlorophyll für kohlenstoffhaltige Nahrung und für die Verarbeitung der Nahrung zum gemeinsamen Besten sorgen und der Flechtenpilz das übrige herbeischaffen muß; aber die Gegenseitigkeit ist nicht gleich groß, denn der Pilz muß sich mit der Alge verbinden, um sich zu seiner

*) Vgl. Warming. Den almindelige Botanik. 3. Udgave. Kjöbenhavn 1895. S. 381.

vollkommensten Form entwickeln zu können, aber die Alge braucht den Pilz keineswegs und zieht es sicher vor, frei, von ihm geschieden, zu leben. Der Ausdruck »Konsortium« ist daher auch nicht zutreffend. Daß die Alge kräftig wächst und sich rasch vermehrt, vielleicht sogar größere Zellen als im freien Zustande erhält, braucht nichts anderes als Hypertrophismus, ein Krankheitszustand, zu sein. Man hat gemeint, daß die Alge in dem Pilzkörper Schutz gegen Austrocknen fände; aber teils scheint dieses kaum notwendig zu sein, da die betreffenden Algen gewiß alle Austrocknen vorzüglich ertragen, teils ist es auch nicht der Fall, daß sie wirklich Schutz gegen Austrocknen finden, denn die Flechte trocknet unter gegebenen Verhältnissen so ein, daß sie spröde wird. Außerdem ist die Alge daran verhindert, sich auf die für ihre Art vollkommenste Weise zu vermehren, z. B. durch Schwärmsporen. Die Alge ist in dem Pilze offenbar in Sklaverei, und dieser ist eine Art Parasit, der von gewöhnlichen Parasiten namentlich dadurch abweicht, daß er den Wirt in seinen Körper aufnimmt und daß er selbst für einen Teil der im Haushalte des Wirtes verbrauchten Nahrung sorgt. Es besteht also eine gewisse Ähnlichkeit mit den grünen Halbparasiten; aber, während man annehmen muß, daß diese die kohlenstoffhaltige Nahrung herbeischaffen, braucht der Flechtenpilz nur für die nicht kohlenstoffhaltige Nahrung zu sorgen.

Auch hier kann das Band zwischen den beiden Organismen recht eng sein, indem der Pilz bestimmte Algenarten wählt.

Ob es einen **Mutualismus** mit vollkommener Gegenseitigkeit, einem für beide Teile gleich vorteilhaften Zusammenleben, gebe, ist zweifelhaft. Die meisten bekannten Verhältnisse des Zusammenlebens zwischen Organismen sind nicht so gut bekannt, daß wir den Zusammenhang vollständig klar durchschauen können. Dieses gilt z. B. von der Mykorrhiza, wobei Wurzeln einer höheren Pflanze mit sterilen Pilzhyphen eine enge, entweder ektotrophische oder endotrophische Verbindung eingehen, d. h. entweder mit Hyphen, die vorzugsweise eine Kappe auf der Oberfläche der Wurzelspitzen bilden, oder mit Hyphen, die in den Rindenzellen der Wurzeln leben. Mykorrhizen sind bei den meisten Kätzchenträgern, Nadelbäumen, Ericaceen und einigen anderen gefunden worden, besonders bei mehrjährigen Kräutern, die auf Rohhumus-, Torf- und Humusboden, also

auf humusreichem Boden leben. Die Mycelien haben möglicherweise von der Blütenpflanze Vorteil, und es ist kaum zweifelhaft, daß sie dieser von Nutzen sind; sie ersetzen, jedenfalls in gewissen Fällen, die Wurzelhaare und dienen vermutlich dazu, organische, namentlich stickstoffhaltige Nahrung aus dem an Humus reichen Boden herbeizuschaffen. Ist dieses, was zunächst für die ektrophischen Mykorrhizen gilt, richtig, so hat man hier ein bemerkenswertes Beispiel dafür, daß die eine Pflanzenart der anderen hilft, Standorte zu besiedeln und sich in einem Boden Nahrung zu verschaffen, wovon sie sonst vielleicht ausgeschlossen bliebe; die *Calluna*-Heide, der Rottannenwald etc. würden dann bis zu einem gewissen Grade diesem Zusammenleben ihr Dasein verdanken.

Einigermaßen ähnlich, namentlich mit der endotrophischen Mykorrhiza, scheint das Zusammenleben zu sein, das zwischen Leguminosen und Bakterien stattfindet. In den kleinen Wurzelknollen der Leguminosen scheinen von außen eingewanderte Bakterien Wohnung zu nehmen, um stickstoffhaltige Nahrung zu assimilieren, schließlich zu Grunde zu gehen, zu »Bakteroiden« umgebildet zu werden und den Leguminosen zur Nahrung zu dienen. Man weiß nicht sicher, ob die Bakterien von dem Zusammenleben einen Nutzen haben (sie erhalten wohl Kohlenstoffverbindungen von dem Wirte?); aber anderseits würde es bemerkenswert sein, daß sie, wie die endotrophischen Pilze, in die Wurzeln eindringen, wenn jenes nicht der Fall wäre.

Auch bei *Alnus*, *Elaeagnaceae*, *Myrica* und *Ceanothus* finden sich ähnliche Wurzelknollen, die aber nicht durch Bakterien, sondern durch Hyphen des Pilzes *Frankia* hervorgerufen werden.

Gehen wir einen Schritt weiter, so kommen wir zu Pflanzen (Algen), die in anderen Pflanzen Wohnung nehmen, ohne, soweit wir wissen, einen Gegendienst zu leisten. Sie leben nicht auf Kosten des Wirtes, nehmen vielleicht überhaupt nichts von ihm, aber wohnen gewissermaßen frei. Hierher ist wohl die Cyanophycee *(Anabaena)* zu stellen, die in besonderen Löchern auf der Unterseite der Blätter von *Azolla* lebt, in Löchern, die nur ihretwegen da zu sein scheinen, die sich bei allen 4 *Azolla*-Arten konstant finden und nie frei von *Anabaena* sind. Die Alge kann gut frei, von *Azolla* getrennt, wohnen.

Ähnlich leben andere Algen endophytisch d. h. in andern Pflan-

zen: in *Sphagnum*-Blättern, in die *Nostoc* durch die Löcher der farblosen Zellen hineingerät, in gewissen Lebermoosen oder in anderen Algen, z. B. *Entoderma viride* in der Zellwand von *Derbesia Lamourouxii*. Aber vielleicht liegt in dem zuletzt genannten Falle Parasitismus vor.

Teilweise muß dieses wohl auch mit den Cyanophyceen der Fall sein, die in die aufrechten, gabelzweigigen Wurzeln der *Cycadeae* eindringen und eine bestimmte Parenchymschicht anregen, auf eine besondere Art zu wachsen und ihnen Platz zu schaffen, und namentlich mit den Algen (*Nostoc*), die in die Stämme von *Gunnera* eindringen und die gut frei außerhalb der Wurzeln oder der Stämme leben können (vgl. Jönsson in Bot. Notiser, 1894). Unsere gegenwärtigen Kenntnisse lassen noch nicht zu, überall klar die Natur des Zusammenlebens zu bestimmen.

Epiphyten. Von den Endophyten, die in anderen Pflanzen nur Wohnung suchen, führt ein kleiner Schritt zu den epiphytisch, d. h. auf anderen Pflanzen lebenden Arten, die aus deren lebenden Teilen durchaus keine Nahrung nehmen, höchstens von deren totem Gewebe leben. Doch ist es nicht immer zulässig zu sagen, daß sie nicht auf Kosten jener leben, denn Epiphyten können auf anderen Pflanzen in solcher Menge auftreten, daß man annehmen muß, daß sie ihnen durch ihre Masse schaden oder zu große Feuchtigkeit hervorrufen oder die Atmung vermindern.

Das Band zwischen dem Epiphyten und der Art, worauf er sich niederlässt, ist in der Regel weniger innig als in den vorigen Fällen; die meisten Epiphyten können auf vielerlei Pflanzen wachsen, einige sogar außerdem auf Fels. Einige sind jedoch an bestimmte Arten gebunden, weil die Beschaffenheit der Rinde für sie wichtig ist. Es giebt Epiphyten sowohl auf Wasser- als auf Landpflanzen. Mannigfaltige Algen leben auf anderen Algen oder auf Blütenpflanzen, und einige Algen nur auf ganz bestimmten Arten, z. B. *Elachista fucicola* auf *Fucus*, *E. scutulata* auf *Himanthalia lorea* etc.

Epiphyten auf Landpflanzen gedeihen am besten da, wo es reichlich Luftfeuchtigkeit und Niederschläge giebt. Hierauf hat schon Meyen aufmerksam gemacht, und Schimper hat den Gegenstand später in seinen Arbeiten über die Epiphyten (I, III) näher behandelt. In kalten und in gemäßigten Gegenden sind die Epiphyten meist Algen,

Flechten und Moose, aber in warmen Ländern kommen außerdem eine Menge Farne und Blütenpflanzen aus mehreren Familien hinzu (Orchidaceae, Araceae, Bromeliaceae, Piperaceae etc.), und in den feuchten Tropenwäldern finden sich viele epiphylle, d. h. auf den mehrjährigen Blättern lebende Arten.

Eigentümlichkeiten des Standortes haben mehrere biologische Anpassungen, die Schimper bei den Blütenpflanzen aufgeklärt hat, zur Folge, namentlich in folgenden Hinsichten.

Die S a m e n (und die Sporen) sind auf zweierlei Art eingerichtet, verbreitet und auf der Unterlage befestigt zu werden. Entweder werden sie durch den Wind verbreitet, indem sie so klein oder so leicht und mit langen Haaren versehen sind, daß sie leicht vom Winde auf Stämme und Zweige hingeführt werden und dort eine Spalte oder eine andere Vertiefung finden, worin sie sich festsetzen können, oder sie sind in fleischigen Früchten enthalten, die von Vögeln gefressen und mit deren Exkrementen verbreitet und auf Zweigen festgeheftet werden (Araceae, Bromeliaceae, Cactaceae). Eine ganz ungewöhnliche Vermehrungsart hat die wurzellose *Tillandsia usneoides*, indem sich losgerissene Stücke ihrer langen, dünnen Sprosse leicht um die Zweige der Bäume wickeln.

Die F e s t h e f t u n g der Epiphyten an die Pflanzenteile geschieht entweder durch Rhizoiden, die in die Unterlage (die toten Rindenteile) etwas eindringen (Moose, Flechten etc.), oder durch Haftwurzeln, die reizbar sind und sich teilweise mit Hafthaaren der Unterlage fest andrücken. Oft besteht eine Arbeitsteilung zwischen Haftwurzeln und Saugwurzeln.

Die W a s s e r v e r s o r g u n g ist für die Epiphyten eine schwierige Aufgabe, da das Regenwasser schnell abfließt. Sie entnehmen gewiß das notwendige Wasser mehr aus Tau und Nebeln, als aus dem Regen. Viele sind eingerichtet, den passenden Augenblick zu ergreifen, und können im trocknen Zustande die Feuchtigkeit augenblicklich mit ihrer ganzen Oberfläche aufsaugen (Algen, Moose, Flechten und *Tillandsia usneoides*, die wie andere Bromeliaceen eigentümliche Saughaare hat). Andere (Orchidaceae, Araceae) haben Luftwurzeln mit einer besonderen, zur Wasseraufnahme eingerichteten Wurzelhülle; wieder andere, z. B. *Tillandsia bulbosa*, haben einen Blattbau, der die Wasseransammlung zwischen den Blättern begünstigt; und wieder andere haben z. B. zweierlei Blätter, wovon

einige dem Substrat ganz angedrückt sind, so daß sie zwischen sich und dem Stamme Wasser kapillar festhalten können, vielleicht auch aufnehmen können (Beisp. der Farn *Teratophyllum aculeatum* nach G. Karsten). Dem Austrocknen werden die Epiphyten leicht ausgesetzt sein. Hiergegen haben gewisse Arten (Algen, Flechten, Moose) keinen sichtbaren Schutz; sie können langes Eintrocknen aushalten, ohne zu leiden und erwachen beim ersten Regen oder Taufalle wieder zum Leben. Aber andere haben sich Wasserbehälter von verschiedener Art eingerichtet: Wassergewebe in Blättern und Stengeln (Orchidaceen, Peperomien u. a.), Wasserzellen in den Blättern (Orchidaceen u. a.), krugförmige oder anders geformte Höhlungen (Lebermoose, nach Goebel; *Dischidia* u. a.).

Die Nahrung verschaffen sich die Epiphyten auf folgende Weise: den Kohlenstoff aus der Luft, da sie alle lichtliebende und immergrüne Pflanzen sind; einige sammeln außerdem humose und mineralische Teile zwischen ihren Wurzeln oder mit Hilfe besonderer Blätter (Nischenblätter, Mantelblätter), z. B. mehrere Farne (*Asplenium Nidus, Polypodium quercifolium, Platycerium alcicorne;* nach Goebel, II, 1. Teil).

Der Sproßbau und die ganze Ausstattung der Epiphyten sind sehr verschieden; es giebt ganz wurzellose Arten *(Tillandsia usneoides)* und es giebt Arten, deren Vegetationsorgane fast allein die grünen Wurzeln sind, z. B. *Polyrrhiza funalis* (*Aëranthus funalis;* Orchidacee). Man kann die Epiphyten nach Schimper in vier Gruppen einteilen: 1) solche, die ihre Nahrung immer aus der Rinde, worauf sie sitzen, nehmen; 2) solche, die Luftwurzeln in die Erde hinabsenden; 3) solche, deren Luftwurzeln ein mächtiges Flechtwerk bilden, worin sich feuchter Humus sammelt; 4) solche, deren Blätter die Funktion der Wurzeln übernehmen und Wasser und Nahrungssalze aufnehmen (vgl. auch Karsten, III).

Die Epiphyten haben mit den auf dem Boden wachsenden Xerophyten viele Bauverhältnisse gemeinsam, denn sie müssen wie diese daran angepasst sein, lange dauernde Trockenheit auszuhalten; sie sind eigentlich eine Gruppe von Xerophyten, und hiernach versteht man leicht, weshalb gewisse Arten sowohl auf Bäumen als auf Felsen leben können (z. B. *Rhipsalis Cassytha* und andere Kakteen). Ihre eigentümlichen Bauverhältnisse werden daher im 4. Abschnitte näher behandelt werden (Xerophytenvegetation).

Saprophyten (Verwesungspflanzen). Bei vielen Epiphyten müssen wir annehmen, daß sie aus den toten Pflanzenteilen (der Rinde), worauf sie wachsen, Nahrung aufnehmen; sie nähren sich also von toten organischen Stoffen, d. h. saprophytisch.

Größere Mengen von Saprophyten und ausgeprägtere Formen solcher trifft man jedoch auf dem Erdboden, besonders in Wäldern, wo Abfall aller Art (verwelkte Blätter, Zweige, Blüten und Früchte) Jahr für Jahr angehäuft werden und Humus bilden. Die Saprophyten sind also auch an andere Pflanzen gebunden, aber das Band ist von einer anderen Art als bei den Schmarotzern; es ist der Abfall des selbständigen Pflanzenlebens, den sie benutzen. Einige Saprophyten wählen eine bestimmte Art Abfall und sind also an bestimmte Pflanzenarten gebunden; andere sind freier gestellt. *Clavaria abietina*, *Lactarius deliciosus* und andere Pilze trifft man nur in Nadelwäldern, andere wählen Laubwälder, und wieder andere wachsen nur auf Dünger (von Pilzen z. B. *Poronia, Coprinus, Pilobolus*, *Sordaria;* von Moosen *Splachnum*).

Die Saprophyten sind sowohl Sporen- als Blütenpflanzen und stehen auf einer sehr verschiedenen Stufe der Anpassung an die saprophytische Lebensweise, wie schon S. 72 angedeutet wurde. Jeder Humus wimmelt von Pilzmycelien und Bakterien. Blütenpflanzen, die an das saprophytische Leben am stärksten angepasst sind (Ganz- oder Holosaprophyten), zeichnen sich durch folgende Eigenschaften aus: sie haben kein Chlorophyll, sondern sind gelblich, rötlich oder bräunlich; ihre Laubblätter sind zu aufwärts gerichteten, mehr oder weniger angedrückten Schuppen reduziert; Spaltöffnungen fehlen meist; das Wurzelsystem ist mehr oder weniger reduziert; die Gefäßbündel sind reduziert; die Wurzeln sind kurz, dick und wenig verzweigt, und die Wurzeln vieler sind Mykorrhizen. Beispiele: *Neottia, Coralliorrhiza, Epipogon, Pogonopsis* u. a. Orchidaceen; *Monotropa, Sarcodes* (Pirolaceae); *Voyria* (Gentianaceae); *Burmanniaceae; Triuridaceae;* vgl. Johow, III, IV.

Die grünen Saprophyten (Halb- oder Hemisaprophyten) haben das Äußere und den Bau der gewöhnlichen, Kohlensäure assimilierenden Pflanzen. Sie bedürfen wahrscheinlich in äußerst verschiedenem Grade der organischen Nahrung, und während einige außerhalb eines humusreichen Bodens, z. B. eines Waldbodens, gar nicht

gedeihen können, sind andere vermutlich als fakultative Saprophyten anzusehen (viele Orchidaceen, *Pirola*-Arten etc.).

Lianen. Während das Bedürfnis nach humushaltiger Nahrung das Band ist, das die Saprophyten an andere Pflanzen knüpft, werden die Lianen mit anderen Pflanzen durch das Bedürfnis nach einer Stütze für den schwachen Stengel verbunden. Der Ausdruck Liane wird hier im weitesten Sinne gebraucht und umfasst sowohl die windenden Pflanzen, als die verschiedenen Formen der Kletterpflanzen. Die Lianen sind echte Kinder des Vereinslebens der Pflanzen, namentlich von Wald und Gebüsch; das Dunkel der dichten Vegetation hat sie ursprünglich dazu gebracht, sich emporzustrecken, lange Stengelglieder zu bilden und sich im Laufe der Zeit auf verschiedene Weise anzupassen, um sich festzuhalten, sowie um im inneren Bau Aufgaben der Stoffwanderung und andere neue Aufgaben zu lösen, die die langen und dünnen Stengel stellen (Näheres bei Schenck, VI, und Warming, VIII). Blattbau und Sproßbau eines Teiles der Lianen erinnern an den Bau der Xerophyten; es erscheint auch ganz natürlich, daß die Lianen einem stärkeren Wasserverlust durch Transpiration ausgesetzt sein können, der durch die Wasserversorgung aus der Wurzel nicht gedeckt werden kann, so daß der Bau hiernach angepasst werden muß (Warming, VIII). Die Lianenform ist gerade durch das Vereinsleben hervorgerufen worden, aber die Lianen sind übrigens teilweise von anderen Pflanzen unabhängig, insoweit als tote Stützen in gewissen Fällen ebenso gut wie lebende dienen.

In diesem Kapitel wurden die verschiedenen Bande behandelt, die die Pflanzen miteinander verbinden können, zunächst ein Individuum mit einem anderen: den Schmarotzer mit dem Wirte, den Herrn mit dem Sklaven (Helotismus der Flechten); ferner wurden die Mutualisten, die Epiphyten, dann die Arten, die sich an ganze Pflanzenvereine anschließen, besprochen. Wir haben nun noch die großen, sehr zusammengesetzten Pflanzenvereine zu betrachten, die der eigentliche Gegenstand der ökologischen Pflanzengeographie sind.

5. Kap. Der Kommensalismus. Die Pflanzenvereine.

Der Begriff Verein setzt eine Mannigfaltigkeit, aber zugleich eine gewisse Einheit von Einern voraus. Die Einer sind die vielen

Pflanzenindividuen, die sich in jedem Vereine finden, z. B. in einem Buchenwalde, auf einer Wiese, auf einer Heide. Die Einheit tritt dadurch ein, daß eine gewisse, bestimmte Ökonomie dem Vereine im großen und ganzen ihr Gepräge giebt, oder daß eine gewisse Menge verschiedener ökologischer Lebensformen zu einer Einheit mit einem gewissen, konstanten Gepräge vereinigt wird, wenn gewisse der im ersten Abschnitte behandelten atmosphärischen, terrestrischen u. a. Faktoren zusammenwirken.

Die Analyse eines Pflanzenvereines wird uns meistens eine oder mehrere der vorhin besprochenen Formen des Zusammenlebens zwischen Individuen, z. B. Parasiten, Saprophyten, Epiphyten etc., entdecken lassen. Es giebt kaum einen Wald oder ein Gebüsch, wo Beispiele dieser Formen des Zusammenlebens fehlen, und betrachten wir z. B. den tropischen Regenwald, so werden wir sicher alle denkbaren Formen des Zusammenlebens in ihm vertreten finden. Aber die Hauptmasse der Individuen eines Vereines wird durch andere Bande als die erwähnten verknüpft: durch Bande, die am besten als kommensalistische bezeichnet werden können. Unter dem von van Beneden gebildeten Begriffe Kommensalismus verstehen wir hier, von dem Sinne des Autors etwas abweichend, ein Verhältnis zwischen Arten, die den Nahrungsvorrat in Luft und Boden miteinander teilen, an demselben Tische speisen; »le commensal est simplement un compagnon de table« (van Beneden).

Es giebt bei näherer Analyse der Pflanzenvereine offenbar recht große Unterschiede in den Kommensalen. Man wird folgende Verhältnisse finden.

Gleichartige Kommensalen. Wenn ein Pflanzenverein allein von Individuen derselben Art, z. B. von Rotbuchenbäumen und nichts anderem, oder vom Heidekraute, oder nur von *Deschampsia flexuosa*, gebildet wird, so haben wir dieses Verhältnis am reinsten. Die Kommensalen werden dann alle dieselben Anforderungen an Nahrung, Licht und andere Lebensbedingungen stellen; da jede Art einen gewissen Platz verlangt und da fast nie für alle Nachkommen Nahrung genug vorhanden ist, muß ein Nahrungswettbewerb zwischen den Pflanzen entstehen, sobald der Platz von der bestimmten Individuenanzahl, die von der Natur der Art zugelassen wird, eingenommen worden ist. Die ungünstig gestellten und die schwächeren Individuen werden

verdrängt und getötet werden. Diesen Wettbewerb trifft man in allen Vereinen, vielleicht nur nicht in den subglacialen und den Wüstenvereinen. Denn in diesen wird der Boden sehr oft oder immer so offen und so ungleichmäßig bedeckt sein, daß dort für viel mehr Individuen als die schon vorhandenen Platz sein muß; der Grund ist offenbar darin zu suchen, daß die ungünstigen klimatischen Lebensbedingungen entweder die Pflanzen verhindern, Samen oder andere Vermehrungsmittel in hinreichender Menge zu bilden, um den Boden zu bekleiden, oder die Entwicklung der Keimpflanzen verhindern. Auf einem solchen Boden ist kaum von einem Nahrungswettbewerb die Rede; Kämpfe finden hier besonders zwischen den Pflanzen und der leblosen Natur statt, zwischen den Pflanzen untereinander nicht oder in sehr geringem Grade.

Daß in dem Zusammenschluß von Individuen derselben Art zu einem Vereine etwas für die Art im ganzen Vorteilhaftes sein kann, ist einleuchtend; sie wird offenbar oft auf mehrfache Weise im stande sein, ihr Dasein aufrecht zu erhalten, z. B. durch die vermehrte Möglichkeit einer reichlichen und sicheren Bestäubung (namentlich bei Anemophilen) und Samenreife, und wahrscheinlich können andere, noch wenig bekannte Vorteile aus dem Vereinsleben hervorgehen. Aber anderseits werden die Parasiten größere Verheerungen und Zerstörungen ausführen können.

Die Bande, die gleichartige Individuen auf demselben gleichartigen Standorte verbinden, sind, wie angeführt, natürlich zunächst dieselben Lebensanforderungen, die gerade auf diesem Standorte und zwar so gut befriedigt werden, daß die Art dessen Besitz gegen andere behaupten kann. Die natürlichen reinen Bestände von Waldbäumen sind immer das Ergebnis von Kämpfen mit anderen Arten. Aber es besteht ein Unterschied in der Leichtigkeit, womit der Verein entsteht und sich ergänzt. Einige Arten sind mehr g e s e l l i g (social) als andere, d. h. tauglicher, um Vereine zu bilden. Die Gründe hierfür sind biologische, indem sich die Arten sehr leicht durch Ausläufer vermehren (z. B. *Phragmites*, *Scirpus lacuster*, *Psamma arenaria*, *Tussilago Farfara*, *Asperula odorata*), oder viele Wurzelknospen bilden (z. B. *Cirsium arvense*, *Sonchus arvensis*), oder viele Samen ansetzen, die leicht verbreitet werden und vielleicht auch lange keimfähig bleiben (*Calluna*, *Picea excelsa*, *Pinus* u. a.), oder indem die Fähigkeit der Arten, Schatten zu ertragen oder selbst

andere Arten durch ihren Schatten zu unterdrücken, groß ist (z. B. Rotbuche, Rottanne; S. 15). Andere Arten stehen fast immer einzeln, z. B. viele Orchidaceen und Umbelliferen.

Bei manchen Arten haben gewiß erdgeschichtliche Verhältnisse das Auftreten in reinen Beständen befördert. Wenn die Waldvegetation in Nordeuropa von wenigen Arten gebildet wird und hier nicht von solchen gemischten Wäldern die Rede ist, wie in den Tropen oder selbst in Österreich und anderen südlicheren Teile von Europa, so dürfte der Grund der sein, daß der Boden geologisch sehr jung ist; die Zeit, die verflossen ist, seit die Eiszeit tabula rasa gemacht hat, ist zu kurz, als daß viele mitbewerbende Arten haben einwandern können (Warming, IX).

Ungleichartige Kommensalen. Den Fall, daß ein Verein von Individuen derselben Art gebildet werde, trifft man, streng genommen, kaum irgendwo an; wohl aber können die vorherrschenden Individuen eines Vereines, z. B. in einem Walde, zu einer Art gehören; nur insoweit tritt der Fall ein (Buchenwald, Rottannenwald, *Calluna*-Heide u. a.). Im allgemeinen wachsen jedoch viele Arten zusammen und finden sich viele verschiedene Lebensformen und Formen des Zusammenlebens in einem Vereine vereinigt. Denn selbst wenn eine Art den Platz so vollständig ausgefüllt hat, als es die Natur des Bodens zulässt, werden andere Arten doch Raum finden und zwischen ihren Individuen wachsen können; ja, soll der Boden ganz bedeckt werden, so muß die Vegetation sicher immer ungleichartig sein; der Landwirt sät daher Samenmischungen auf seine Wiesen. Die Art des Zusammenlebens wird indessen davon abhängen, welche Forderungen die Arten an die Lebensbedingungen stellen. Wie in den Menschenvereinen ist hier der Kampf zwischen den Gleichartigen am heftigsten, in diesem Fall also zwischen den Arten, die dieselben oder ungefähr dieselben Forderungen stellen und an dem gemeinsamen Tische dieselben Gerichte suchen. Wenn wir in dem tropischen gemischten Walde Hunderte von Arten in einem so bunten Gemische zusammen wachsen sehen, daß das Auge selten zwei Exemplare derselben Art gleichzeitig entdecken kann (Warming, IX), so müssen diese Arten sicher ziemlich übereinstimmende Lebensforderungen stellen und insoweit gleichartig sein. Ein starker Nahrungswettbewerb muß zwischen

ihnen herrschen. Wenn gewisse Arten, was den Floristen wohl bekannt ist, gern in Gesellschaft voneinander wachsen, wenn man z. B. gewöhnlich *Pilularia*, *Isoëtes*, *Lobelia Dortmanna* und *Litorella lacustris* zusammen findet, so sind die gemeinsamen Forderungen an die äußeren Lebensbedingungen offenbar das Band, das sie verbindet. Zwischen solchen Arten muß ein Nahrungswettbewerb stattfinden. Welche Art mit der größten Anzahl von Exemplaren auftritt, wird gewiß oft von zufälligen Verhältnissen abhängen, ein kleines Mehr oder Weniger wird sicher oft eine große Rolle spielen; aber im übrigen scheint es, daß morphologische und biologische Verhältnisse (z. B. Entwicklung zu verschiedener Zeit) die Natur des Wettbewerbes ändern können.

In jedem Vereine giebt es jedoch mannigfaltige Arten, die in den Anforderungen an Licht, Wärme, Nahrung etc. höchst verschieden sind. Zwischen solchen Arten wird das Zusammenleben desto freier von Wettbewerb sein, je verschiedener die Anforderungen sind; es lässt sich sogar der Fall denken, daß die eine Art gerade das braucht, was die andere verschmäht; die beiden Arten ergänzen dann einander zur Ausfüllung und zur Benutzung desselben Bodens.

In der Regel werden gewiß einige Arten die mächtigen sein, die Fürsten, die im stande sind, das Gebiet vollständig zu beherrschen, während andere von ihnen abhängen, indem sie z. B. nur in ihrem Schatten oder auf ihrem Abfalle die ihnen am meisten zusagenden Standorte finden. So ist offenbar das Verhältnis zwischen den Bäumen des Hochwaldes und vielen Pflanzen des Waldbodens: Moosen, Pilzen und anderen Saprophyten (S. 104), Farnen, *Oxalis Acetosella* und anderen Begleitpflanzen verschiedener Waldbäume (vgl. Höck). Hier ist dann ein Kommensalismus vorhanden, wobei die Individuen zwar an demselben Tische, aber von verschiedenen Gerichten speisen. Ferner kann es eine Rolle spielen, daß die Arten ihre Nahrung nicht zu derselben Zeit des Jahres aufnehmen (vgl. S. 65). Bestimmte Tierarten sind gleichfalls oft an bestimmte Vereine gebunden.

Zwischen den Pflanzenvereinen und den Menschen- oder den Tiervereinen giebt es gewisse Ähnlichkeiten, z. B. den Nahrungswettbewerb, der beiderseits zwischen den gleichartigen Individuen stattfindet und die Unterdrückung oder den Untergang der schwä-

cheren verursacht. Weit größer sind jedoch die Unterschiede. Die Pflanzenvereine stellen die niedrigste Vereinsform dar, zunächst nur eine Anhäufung von Einern, zwischen denen es kein Zusammenwirken zum gemeinsamen Vorteile, eher einen beständigen Kampf aller gegen alle giebt. Nur im uneigentlichen Sinne kann man sagen, daß gewisse Individuen einander beschützen, wenn z. B. die äußersten und am meisten ausgesetzten Individuen in den S. 39 erwähnten Gestrüppen als Schutz gegen den Wind für die anderen dienen, die dadurch höher und stattlicher werden; denn sie besorgen diesen Schutz nicht aus besonderem Antriebe, wofür wir in den Tiervereinen Beispiele finden, und sind in keiner Weise besonders angepasst, als Wache gegen gemeinsame Feinde aufzutreten. In den Pflanzenvereinen herrscht nur die Selbstsucht. Sie haben auch keine höheren Einheiten oder Individualitäten in dem Sinne, wie z. B. die Menschenvereine, die eine innere Organisation mit einem Mittelpunkt und einer Reihe Mitglieder haben, welche in gegenseitiger, gesetzmäßig geregelter Wechselwirkung jedes für das Wohl des Ganzen arbeiten. Es giebt in den Pflanzenvereinen ganz gewiß oft (oder immer) eine gewisse natürliche Abhängigkeit und eine gegenseitige Rücksicht der vielen Glieder eines Vereines von- und aufeinander; sie bilden bestimmt organisierte Einheiten höherer Ordnung (vgl. z. B. Grevillius, II); aber es giebt keine solche Arbeitsteilung, wie in den Menschen- und in gewissen Tiervereinen, daß gewisse Individuen oder Individuengruppen als Organe im weiteren Sinne zum Vorteile des ganzen Vereines dienen.

6. Kap. Die Vereinsklassen.

Schon in der Einleitung (S. 6) wurden die durch eine bestimmte Physiognomie, einen bestimmten Inhalt an Lebensformen und eine bestimmte Ökonomie gekennzeichneten Pflanzenvereine behandelt, die eine Folge davon sind, daß sich die Arten, welche an die Beschaffenheit der Standorte ungefähr dieselben Anforderungen stellen oder aus anderen Gründen aneinander geknüpft sind, auf natürliche Weise zu einer Art Einheit zusammenschließen. Besteht ein solcher Verein hauptsächlich aus einer einzigen Art oder verleiht eine Art dem ganzen Vereine ein gewisses gleichartiges Gepräge (Beispiele: Rotbuchenwald, Rottannenwald, Kiefernwald, *Calluna*-Heide und viele

Kulturvereine), so kann er ein Bestand dieser Art (S. 9) genannt werden. Oft sind jedoch viele Arten so miteinander vermischt, daß keine einzelne vorherrscht. Kleine Variationen in der Natur der Standorte, z. B. in der Feuchtigkeit des Bodens, können entsprechende floristische Änderungen hervorrufen und werden solche gewiß immer hervorrufen, ohne daß das Gesamtbild des Vereines oder seine Ökonomie im großen und ganzen verändert wird. Solche Variationen in der Zusammensetzung eines natürlichen Vereines sieht man oft in derselben Gegend (vgl. z. B. die vielen Variationen der natürlichen Wiesen von Jütland oder von Norddeutschland). Aber man trifft ferner in ganz verschiedenen Florenreichen Vereine, deren gesamte Physiognomie und deren Inhalt an Lebensformen derselbe ist, obwohl der Inhalt an Arten vielleicht ein ganz anderer ist. Alle Vereine, von denen man demnach annehmen muß, daß sie im großen und ganzen dieselbe Ökonomie haben, dieselben Standorte verlangen etc., können zu Einheiten vereinigt werden, die man Vereinsklassen (S. 10) nennen kann. Es giebt deren auf der Erde nicht besonders viele (vgl. die folgenden Abschnitte, wo jedoch sicher nicht alle aufgeführt worden sind). Die Vereinsklassen haben also eine Reihe von Gliedern mit floristisch verschiedenem Gepräge, und diese Glieder dürften die S. 9 u. 10 besprochene Bezeichnung »Formationen« Drudes u. a. am ehesten verdienen. Die Durcharbeitung der Vereinsformen wird die wissenschaftliche floristische Vergleichung befördern und auf geographische und floristische Verhältnisse Licht werfen.

Bevor wir die Vereinsklassen in den folgenden Abschnitten näher behandeln können, müssen wir uns über die Grundsätze ihrer natürlichsten Abgrenzung und Anordnung, wenn man will über ihre systematische Aufstellung, Rechenschaft ablegen.

Der Mensch hat seit langer Zeit eine Reihe von Typen verschiedener Vegetation durch besondere Namen unterschieden (Wald, Gebüsch, Wiese, Moor, Heide etc.). Die leitenden Unterscheidungszeichen sind teils die physiognomischen Unterschiede, teils, mehr oder weniger unbewusst, biologische und morphologische gewesen.

Die Physiognomie der Vegetation wird immer eine Rolle spielen, nicht nur für die allgemein menschliche, sondern auch für die wissenschaftliche Betrachtung der Landschaft; die Vegetation

bestimmt ja oft die Physiognomie der Landschaft am wesentlichsten und hat hierin eine ganz andere Bedeutung als die Tiere*). Es wird daher am richtigsten sein, zu untersuchen, von welchen naturgeschichtlichen Umständen die verschiedene Physiognomie abhängt.

Die Umstände, wovon die Physiognomie der Vegetation am wesentlichsten abhängt, sind folgende:

1. Die vorherrschenden Lebensformen: Bäume, Sträucher und Kräuter mit verschiedener Physiognomie, Blattform und Blattgröße, ferner Moose, Flechten etc. — Hiernach treten die Vereinsklassen auf: Wald, Gebüsch, Heide, Wiese, Steppe und andere Formen der Krautvegetation, Tundra etc.; Lebensformen wie Lianen und Epiphyten greifen modifizierend ein.

2. Die Dichtigkeit (Menge der Individuen). Diese hängt von dem Kampfe der Pflanzen mit der leblosen Natur und von den biologischen Eigentümlichkeiten der Arten ab. In einigen Vereinen wird der Boden dicht bedeckt (z. B. auf Wiesen), in anderen ist die Decke so offen, daß die Farbe des Bodens der Landschaft die Farbe giebt (z. B. auf den Felsenfluren).

3. Die Höhe der Vegetation. Man vergleiche den Unterschied zwischen Wald, Gebüsch und Heide, die alle wesentlich von Holzpflanzen gebildet werden, zwischen dem hohen Grase der Wiese und dem niedrigen Rasen der Alpenmatte, oder zwischen Wald und Tundra etc.

4. Die Farbe der Vegetation. Man erinnere sich z. B. an die braune (immergrüne) Heide und an die grüne (sommergrüne) Wiese. Hier sind auch die Farben der Blüten zu erwähnen (Gegensatz zwischen Wind- und Insektenbestäubung).

5. Das Verhältnis zu den Jahreszeiten: Länge der Ruhezeit und andere Phasen der Vegetation (Belaubung, Blütezeit, Laubfall; vgl. die im Winter oder in der trocknen Zeit das Laub abwerfenden Wälder und die immergrünen; die Steppe, die wenige Monate lang grün und viel länger gelbbraun und nackt ist; die Vegetation bei uns im Winter und im Sommer etc.

6. Die Lebensdauer der Arten, namentlich die Dauer der oberirdischen Teile, und die Rolle, die die einjährigen Arten und die

---

*) »A traveller should be a botanist, for in all views plants form the chief embellishment« (Darwin).

Holzpflanzen in der Physiognomie einer Pflanzendecke spielen. Pflanzenvereine werden sehr selten allein von einjährigen Pflanzen gebildet (Beispiele *Salicornia herbacea* und gewisse Unkräuter auf kleinen Gebieten).

7. Endlich kann das Verhältnis der Artenmenge genannt werden, das teilweise ein Ergebnis des Kampfes der Arten untereinander um den Platz ist; dieser Kampf kann in hohem Grade gestört werden und wird vom Menschen in der That gestört. In einigen Vereinen herrscht immer eine bestimmte einzelne Art vor (Rottannenwälder, Rotbuchenwälder, nordische Zwergstrauchheiden etc.); in anderen ist die Mischung außerordentlich groß. Reich an Arten sind die Vegetationen warmer Länder, z. B. die Heiden des Kaplandes, dürftig z. B. die nordeuropäischen Pflanzenvereine. Daß günstigere Lebensbedingungen eine mannigfaltigere Flora hervorrufen, ist deutlich; oft spielen gewiß auch geologische Gründe mit *).

Mit wachsender Artenmenge steigt in der Regel gewiß die Menge verschiedener Lebensformen; obenan steht der feuchtwarme Tropenwald, der seinen unendlichen Reichtum wohl namentlich dem Umstande verdankt, daß er sich in langen Erdperioden von ungestörter Ruhe entwickeln konnte (Warming, IX).

Daß die Artenmenge unter anderem von den Kampfmitteln der einzelnen Arten abhängt, ist schon S. 107 angedeutet worden. Einige Arten treten leicht in dichten, an Individuen reichen Massen auf, andere findet man überall nur in zerstreuten Individuen. Viele Arten können in verschiedenen Vereinen auftreten, weil ihre Lebensansprüche innerhalb weiter Grenzen liegen und weil sie desto mehr

*) Um Lagoa Santa in Brasilien wachsen etwa auf 3 Quadratmeilen ca. 3000 Arten von Gefäßpflanzen (über 2600 sind bestimmt worden, mindestens 400 müssen als nicht gesammelt angesehen werden). Hiervon finden sich in den Wäldern ca. 1600 Arten, auf den Campos ca. 800, wovon 400 und 90 Bäume sind, und doch ist das Waldgebiet viel kleiner als das Camposgebiet und wesentlich auf die Thäler beschränkt, wo es allen Wasserläufen als Einfassung folgt. Der Grund dieses Reichtums muß gewiß in den physikalischen Verhältnissen (größere Feuchtigkeit, reichere Nahrung, namentlich Humus, etc.) gesucht werden; aber vielleicht spielen auch geologische Gründe eine Rolle, indem die Waldflora wahrscheinlich die älteste ist und die Camposflora später allmählich entstand, als sich Südamerika immer mehr über das Meer hob und Brasilien daher ein mehr kontinentales und trockneres Klima erhielt (Warming, IX).

Standorte bewohnen können, je weiter die Grenzen sind. Die abgehärtetsten und genügsamsten Arten können die meisten Standorte erobern, finden sich aber oft gleichwohl nur auf wenigen, weil sie von den besseren Standorten verdrängt werden. Je eigentümlicher und ungewöhnlicher ein Standort ist, desto gleichartiger wird seine Vegetation im allgemeinen sein, weil in der Regel nur wenige Arten so besonders angepasst sind, daß sie auf ihm wachsen können.

Beim Studium der Vegetation eines bestimmten Gebietes in floristisch-geographischer Hinsicht ist es notwendig, die relative Menge der verschiedenen Arten zu bezeichnen. Drude (V, VI, IX) gebraucht folgende Ausdrücke: *soc.* (*sociales*), den Grundton in der Vegetation angebend; *gr.* (*gregariae*), Arten, die in kleinen Haufen auftreten, so daß sie gewissermaßen eigene, kleine Bestände in der Hauptvegetation bilden; *cop.* (*copiosae*, mit verschiedenen Graden : *cop.*[3], *cop.*[2] und *cop.*[1], nach der abnehmenden Häufigkeit), Pflanzen, die zwischen die vorhingenannten mit geringerer Häufigkeit eingestreut sind; *sp.* (*sparsae*), Pflanzen, die hier und da vereinzelt auftreten; *sol.* (*solitariae*), ganz einzeln auftretende Pflanzen. Endlich können diese Bezeichnungen vereinigt werden, z. B. *sol. gr.* (*solitarie gregariae*) für einen einzelnen Haufen einer Art.

Die Physiognomie der Vegetation spielt zwar eine wesentliche Rolle, wenn sie wissenschaftlich, d. h. als ein Ausdruck der verschiedenen Haushaltung der Pflanzenvereine, aufgefasst wird; aber sie darf keine so große Rolle spielen, daß sie zum Haupteinteilungsgrunde gemacht wird.

Der wissenschaftlichen Anordnung der Vereinsklassen wird hier **zunächst die Abhängigkeit und das Verhältnis der Pflanze vom und zum Wasser** (vgl. S. 35) zu Grunde gelegt; das alte Wort Pindars »ὕδωρ μέν το ἄριστον« (das Wasser ist am einflußreichsten) hat im Pflanzenleben volle Gültigkeit. Ganz gewiß sind die Eigentümlichkeiten eines Standortes ein Ergebnis des Zusammenwirkens der verschiedensten Faktoren, deren keiner entfernt werden kann, ohne daß die Eigentümlichkeiten und mit ihnen die Vegetation verändert werden; aber fragt man danach, welcher obenan steht (nächst solchen allgemeinen Faktoren, wie Licht, Sauerstoff und Kohlensäure) und die größten Vegetations- und Bauverschiedenheiten hervorruft, so ist es sicher das Wasser.

Die Regulierung der **Transpiration** der Pflanzen scheint der Faktor zu sein, der in die Pflanzenformen und das Pflan-

zenleben am tiefsten eingreift und ihnen das stärkste Gepräge aufdrückt. Ist die Verdunstung stärker als die Wasserzufuhr, so welkt die Pflanze, und dieses wirkt auf die allerwichtigsten Lebensprozesse ein, selbst wenn es nicht so weit geht, daß die Pflanze getötet wird.

Die Transpiration ist ein physiologischer Prozeß (Abgabe von Wasserdampf an die Luft), der von zweierlei Faktoren abhängt: 1) von inneren, d. h. solchen, die in dem besonderen Bau und dem augenblicklichen Zustande der Pflanze liegen, und 2) von äußeren Faktoren oder den umgebenden Naturverhältnissen.

Was die inneren Faktoren betrifft, so hängt die Transpiration natürlich von der Größe der verdunstenden Fläche ab, und da es bei den Pflanzen besonders die Laubblätter sind, wodurch die Verdunstung vor sich geht, so sind es vor allen Dingen die Größe und die Dicke der Blätter wie auch die Entwicklung des ganzen Lichtsprosses, wovon die Größe der Transpiration abhängt; ferner wird sie von der Beschaffenheit der Epidermis beeinflusst (Kutikula, Wachs, Kork, Haare, Spaltöffnungen). Der Laubsproß giebt, wenn er richtig verstanden wird, die deutlichsten Zeugnisse über die Naturverhältnisse, namentlich über die Feuchtigkeitsverhältnisse, worunter die Pflanze aufgewachsen ist (S. 5). Über alles dieses wird später die Rede sein, besonders im vierten Abschnitte (Xerophyten). Ferner ist die Natur der Wurzeln ein Faktor; je größer die aufsaugende Fläche ist, desto mehr Wasser wird in derselben Zeit aufgenommen werden können; je tiefer die Wurzeln hinabdringen, desto mehr Sicherheit giebt es dafür, daß die Wasserversorgung nicht durch Trockenheit unterbrochen werde.

Die äußeren Faktoren wurden schon im ersten Abschnitte behandelt; es sind namentlich das Licht (S. 13), das Sättigungsdefizit der Luft (S. 30), die Luftbewegungen (S. 36), die Beschaffenheit, namentlich die Wassermenge, des Nährbodens (S. 46) und die Konzentration der Lösung, in der die Nährsalze den Wurzeln dargeboten werden. Die Transpiration steigt mit dieser Konzentration, jedoch nur bis zu einem gewissen Grade, wonach sie abnimmt; eine starke Lösung der Nährsalze setzt die Verdunstung herab.

Hier kann auch an die Rolle erinnert werden, die das Wasser in dem Haushalte der ganzen Natur spielt, indem die Prozesse der

Fäulnis und der Humusbildung durch Feuchtigkeit befördert werden; die Mikroorganismen, die diese Prozesse bewirken, brauchen Wasser.

Auch im Menschenleben zeigt sich die Bedeutung des Wassers für die Pflanzen. Die Geschichte zeigt, in welchem Grade die Wohlfahrt der Länder (Dichtigkeit und Reichtum der Bevölkerung) ans Wasser gebunden ist. In Asien z. B. war die Zivilisation von jeher auf die Gegenden beschränkt, wo ein stark bewässerter Boden das Leben von Menschen sicherte; der Rückgang an Bevölkerung und an Fruchtbarkeit in den ältesten Kulturländern steht mit einem Rückgang an Wasserreichtum in Verbindung, mit dem Austrocknen von Quellen, Flüssen und Seeen. In Algier geht die Bevölkerungsdichtigkeit fast parallel mit der Menge der Niederschläge (Dehérain). Wassermangel ist der Faktor im Pflanzenleben, dem der Mensch am meisten hilflos gegenüber steht.

Zeichnet sich ein Klima durch Periodizität mit großen Extremen in den Niederschlägen aus, so wird nicht die Regenzeit für den Charakter der Vegetation entscheidend, sondern die trockne Zeit, selbst wenn sie von kurzer Dauer ist. Sogar in den Alpen giebt die kurze Zeit starker Verdunstung der Vegetation ihr Gepräge, selbst wenn der ganze übrige Teil des Jahres triefend naß ist (Kerner).

Die Vereinsklassen scheinen hienach am passendsten unter folgende vier große Gruppen eingeordnet werden zu können:

I. Die **Hydrophytenvegetation**. Diese ist eine extreme Vegetation, deren Pflanzen entweder ganz oder größtenteils von Wasser umgeben sind oder in einem sehr wasserreichen Boden wachsen (der Prozentgehalt an Wasser beträgt vermutlich mehr als 80). — 3. Abschnitt.

II. Die **Xerophytenvegetation** ist das entgegengesetzte Extrem, dessen Pflanzen auf Felsboden oder, jedenfalls während eines längeren Zeitraumes im Jahre, in wasserarmem Boden und in trockner Luft wachsen. Der Wassergehalt kann gewiß, wenn er am geringsten ist, unter 10 % betragen. — 4. Abschnitt.

III. Die **Halophytenvegetation** schließt sich morphologisch an die vorige nahe an, verdient aber, für sich aufgestellt zu werden, eine Meinung, die unter anderem durch Stahls Untersuchungen (VI) bekräftigt wird. Sie ist eine sehr extreme Vegetation, die an Salzboden gebunden ist und deren morphologische Eigentümlichkeiten

ebenfalls durch die Regulierung der Transpiration verursacht zu sein scheinen. — 5. Abschnitt.

IV. Die **Mesophytenvegetation** umfasst die Vereine, die an Boden und Luft von mittlerer Feuchtigkeit angepasst sind, an einen Boden, der sich auch in dem Salzgehalte nicht auszeichnet. Die Pflanzen sind in morphologischer und in anatomischer Hinsicht nicht besonders extrem ausgeprägt. — 6. Abschnitt.

Zu den angewandten Ausdrücken Hydrophyten, hydrophil, Xerophyten, xerophil, Halophyten, halophil, Mesophyten, mesophil sei bemerkt, daß durch die Endung phyt hier die Pflanze selbst, durch die Endung phil eine Eigenschaft bezeichnet wird, aber nicht ein geringerer Grad der betreffenden Eigenschaft (die Halophilen z. B. sind nicht weniger ausschließlich Salzpflanzen als die Halophyten).

Selbstverständlich giebt es unzählige Mittelformen zwischen diesen Gruppen, und es wird in vielen Fällen äußerst schwierig sein, einen bestimmten Pflanzenverein zu einer bestimmten Gruppe zu stellen, so daß dieses von der individuellen Meinung abhängen muß. Aber dieses gilt für jede andere Einteilung und ist unvermeidlich, besonders solange die Ökologie der Vegetationen wissenschaftlich so wenig, wie es jetzt der Fall, untersucht ist.

Innerhalb jeder einzelnen dieser vier großen Gruppen müssen die Haupttypen der Lebensformen der wichtigste Einteilungsgrund sein, nämlich der Unterschied zwischen Bäumen, Sträuchern, Zwerg- und Halbsträuchern, Kräutern und Thallophyten von verschiedener Form, ferner (was damit zusammenhängt) die Anzahl von Schichten oder Stockwerken, die in jedem einzelnen Vereine nachgewiesen werden können. Soweit es möglich ist, müssen folgende Vereinsformen unterschieden werden, indem man von den dürftigeren und einfacheren zu den zusammengesetzteren fortschreitet:

1. Thallophyten- und Moosvereine, wohin die allein oder überwiegend von Algen, Flechten oder Moosen gebildeten Vereine gehören. Hier ist, die Meeresalgen ausgenommen, kaum von mehr als einem Stockwerke von Pflanzen die Rede.

2. Kräutervereine: Wiesen, Prärieen, Steppen etc. Hier kann es zwei oder vielleicht sogar mehrere Stockwerke geben, nämlich eine niedrigere Vegetation von Thallophyten oder Moosen unter der höheren Kräutervegetation; und die Kräuter können sich wiederum in Stockwerke von verschiedener Höhe gruppieren. Man kann passend zwischen Kräutern und Gräsern unterscheiden.

3. Zwergstrauch- und Halbstrauchvegetation, mit Kräutern gemischt, die bisweilen sogar höher wachsen als die Zwerg- und die Halbsträucher. Diese länger dauernden Elemente sind jedoch im Übergewicht, und unter ihnen können mehrere, von den Vegetationen 1 und 2 gebildete Stockwerke auftreten. Die Vereine der Zwergsträucher und der Halbsträucher nennt man auch Gesträuche.

Unter Zwergsträuchern (*fruticuli*) werden hier niedrige Pflanzen (in der Regel $^1/_6$—$^1/_2$ m hoch) mit ausdauernder primärer Wurzel (schwache oder keine Beiwurzeln) und mit ganz verholzenden und fortdauernden Sprossen verstanden (*Calluna*, *Empetrum* u. a.), unter Halbsträuchern (*suffrutices*) hingegen solche niedrigen Pflanzen, deren Zweige normal in größerer oder geringerer Ausdehnung absterben, entweder weil das Holz nicht in der ganzen Länge des Jahressprosses reif wird (Beispiel *Lavandula* bei uns) oder weil die Laubsprosse (die von wandernden, wurzelschlagenden Rhizomen ausgehen) normal nach Verlauf einer gewissen Zahl von Jahren absterben (*Vaccinium Myrtillus*).

4. Gebüsche oder Vereine von Sträuchern, d. h. von höheren, verholzenden, vielstämmigen Pflanzen. Die Vereine werden allmählich an Lebensformen reicher; hier können schon mehrere Epiphyten und Lianen auftreten, und unter dem höchsten Stockwerke kann es 2, 3 bis mehrere andere der vorher genannten Vegetationen geben. Jedoch sind die ökonomischen Bedingungen der Gebüsche noch nicht die besten für das Pflanzenleben, und die Bodenvegetation ist oft sehr dürftig, weil das Gebüsch so dicht sein kann, daß es weniger Licht durchlässt als der Wald.

5. Die Wälder sind die höchste Stufe und zeigen die größte Mannigfaltigkeit von Lebensformen und die meisten Stockwerke: den von Bäumen gebildeten Hochwald, das von Sträuchern, Zwerg- und Halbsträuchern gebildete Unterholz und die von Kräutern, Moosen und Thallophyten gebildete Waldbodenvegetation; in den Tropenwäldern kann es mehr als ein Stockwerk von Bäumen geben. Im Walde finden sich Lichtpflanzen und Schattenpflanzen bisweilen mit großem Bauunterschiede. Die Vegetation des Waldbodens hängt von der Beleuchtung, die durch die Baumkronen mehr oder weniger geschwächt wird, von der Bodenfeuchtigkeit, vom Humus u. a. ab. Die stark Schatten gebenden, dicht wachsenden Arten (wie Rotbuche, Rottanne, Weißtanne etc.; vgl. S. 15) haben nur eine sehr spärliche untere Vegetation, die Lichtbäume eine reichere, ganz nach ihrem Lichtbedarf. Die Waldränder können von dem Wald-

inneren floristisch nicht wenig abweichen, weil die Lichtverhältnisse dort die Entwicklung vieler Arten zulassen, die hier nicht gedeihen können. Grevillius (II) hat gefunden, daß die hohen Kräuter in lichten skandinavischen Wäldern auf verschiedene Typen zurückgeführt werden können, die voneinander durch die Anordnung des floralen Systemes, die Form und die Stellung der assimilierenden Organe, die Innovation, die Blütezeit, die Verteilung in verschiedene Niveaus des gemeinsamen Pflanzenvereines abweichen — Verhältnisse, die verdienen, näher beachtet und studiert zu werden.

In dem die Vereinsformen in dieser Ordnung angeführt werden, ungefähr in der umgekehrten wie bei Grisebach (I) und Drude (V, VIII), wird (vielleicht) der eigene, fortschreitende Entwicklungsgang der Natur von niedrigeren zu höheren, von offeneren zu geschlosseneren Vereinen, von dürftigeren zu günstigeren Verhältnissen angegeben; jedenfalls müssen die Wälder als Schlußglieder gesetzt werden, weil die Vegetation eines Bodens thatsächlich mit ihnen endigen würde, wo die Bedingungen für das Pflanzenleben überhaupt günstig sind (vgl. den 7. Abschn.). Die Wälder sind auch die Pflanzenvereine, die in die umgebende Natur am stärksten eingreifen; dadurch daß sie Schutz geben und die Feuchtigkeitsverhältnisse verändern, fördern sie die eine Art von Vegetation und hemmen die andere, nach der verschiedenen Art und der Dichtigkeit des Waldes selbst in verschiedener Weise.

Daß hierdurch und im folgenden eine auf die Vegetationen der ganzen Erde passende Uebersicht gegeben werde, ist gegenwärtig unmöglich; die Zukunft wird, jedesmal wenn ein größeres Gebiet ökologisch behandelt wird, weitere Aufklärung bringen. Aber für unsere nordische Natur werden in diesem Werke hoffentlich die wichtigsten Grundzüge gekennzeichnet.

Ein natürlicher Schlußabschnitt der ökologischen Pflanzengeographie wird eine Betrachtung der Kämpfe zwischen den Pflanzenvereinen sein (7. Abschnitt).

Das Ideal der wissenschaftlichen Behandlung der einzelnen Vereine muß der wissenschaftliche Nachweis dafür sein, wie jedes einzelne seiner Mitglieder (Lebensformen) im morphologischen, im anatomischen und im physiologischen Einklange mit den verschiedenen ökonomischen und geselligen

Verhältnissen, worunter es lebt, ist; woraus dann als Schlußergebnis hervorgehen würde, weshalb jeder einzelne natürliche Verein gerade die bestimmte Zusammensetzung von Lebensformen und die besondere (konstante oder nach den Jahreszeiten wechselnde) Physiognomie hat, die er besitzt. Diese Aufgabe auch nur annähernd zu lösen, ist noch unmöglich. Einerseits sind die physikalische und die chemische Natur der verschiedenen Standorte man kann immerhin sagen nirgends eingehend wissenschaftlich bekannt; anderseits ist das Wechselverhältnis zwischen den Pflanzen und diesen leblosen Faktoren, zwischen den Pflanzen untereinander und zwischen den Pflanzen und anderen lebenden Wesen, die zu einem Vereine verbunden sind, so mannigfaltig, so verwickelt und so schwer zu durchschauen — weil die Pflanzen offenbar auf äußerst schwache Veränderungen reagieren, die unsere Instrumente gewiß kaum immer nachweisen können — daß wir nicht bei einem einzigen Vereine, nicht einmal bei denen, die wohl am besten untersucht worden sind, bei den Wäldern, ganz klar sehen können. Zum vollen Verständnis sollten wir eigentlich in den ganzen Entwicklungsgang, der vor sich gegangen ist, und in alle physiologischen Versuche, die die Natur in Jahrtausenden, ja vielmehr seit Erschaffung der Welt, vorgenommen hat, indem sie die Arten hervorbrachte, Einblick haben. Es muß eine anziehende Aufgabe für die Zukunft sein, zur Erreichung dieses fernen, großen Zieles Beiträge zu liefern.

Hierher gehörige Litteratur namentlich: Grisebach, I; Kerner, I, II; Drude, V, VI, VIII etc.; u. a..

Dritter Abschnitt.

Die Hydrophytenvereine.

---

1. Kap. Die ökologischen Faktoren.

Bevor wir die verschiedenen Hydrophytenvereine betrachten, müssen wir die allgemeinen Eigenschaften des Wassers behandeln,

insoweit sie für die Formen und das Leben der ans Wasser gebundenen Pflanzen Bedeutung haben.

Luft findet sich in verschiedener Menge im Wasser aufgelöst. In der Luft (vgl. S. 12) und im Wasser kommen dieselben Gase vor, aber in abweichenden Verhältnissen; in den Gasen des Wassers ist der Sauerstoff in größerer, die Kohlensäure in viel größerer Menge vorhanden, als in der Luft. Wie für die Landpflanzen sind Sauerstoff und Kohlensäure die allein wichtigen Gase, jener für die Atmung, diese für die Kohlensäureassimilation. Nur gewisse Bakterien können den Sauerstoff entbehren. Die Luft kann indeß zu den in Wasser untergetauchten Teilen viel schwieriger zutreten, als zu den in Luft oder in gewöhnlicher Erde befindlichen. Gewisse Arten finden sich vermutlich deshalb besonders an solchen Orten, wo Brandung und Strömung stark sind und wo stetig frisches Wasser zugeführt wird; deshalb werden wohl auch viele untergetauchte Pflanzenteile oder ganze Pflanzen (Blätter, Algen etc.) in viele haarfeine Zipfel geteilt (vgl. den Bau der Kiemen), wodurch die mit dem Wasser in Berührung kommende Oberfläche größer wird, als wenn das Organ eine einfache Fläche wäre; und vermutlich aus demselben Grunde tragen viele Algen und Podostemaceen lange Haare, die als Atmungsorgane dienen oder die assimilierende Oberfläche vermehren. Der schwierige Luftzutritt ist ferner ein Grund und vermutlich der wichtigste für die großen Lufträume, die sich bei sehr vielen Wasserpflanzen finden (bei einigen über 70 % des Volumens der Pflanze einnehmend) und wodurch z. B. die über Wasser befindlichen Teile den untergetauchten oder in schlammigem Boden wachsenden Teilen Luft (namentlich Sauerstoff) zuführen können. Besondere, später zu erwähnende Atmungsorgane haben gewisse Sumpfpflanzen, namentlich in den Mangrovesümpfen.

Bei behindertem Luftzutritt und sauerstoffarmem Wasser werden im Boden Humussäuren gebildet, die für Moor- und Torferde bezeichnend sind (S. 68).

Daß das Absorptionsvermögen des Wassers für Gase mit steigender Temperatur abnimmt, ist vielleicht der wesentlichste Grund, weshalb gewisse Wasserpflanzen im Sommer beim Steigen der Wärme und der Lichtstärke verschwinden.

Licht. Auch für alle Wasserpflanzen muß man gewisse Minima, Optima und Maxima der Lichtstärke annehmen. Die Beleuchtung

ist für die Verteilung der Algen sehr wichtig (Berthold, Oltmanns), wahrscheinlich auch für die Häufigkeit der Arten zu verschiedenen Jahreszeiten, worüber man jedoch nichts Sicheres weiß. Je weiter Minimum und Maximum voneinander entfernt sind, desto größer wird das Verbreitungsgebiet der Art sein können.

Das Licht spielt für die Assimilation dieselbe Rolle wie bei den Landpflanzen; es kommen jedoch eigentümliche Verhältnisse hinzu. Es wird geschwächt, teils durch Reflexion auf dem Wasser, teils durch Absorption im Wasser, teils durch die hier schwebenden Teilchen, und zwar desto mehr, je unreiner das Wasser ist. Untergetauchte Wasserpflanzen erhalten deshalb, und weil Verdunstung fehlt, im ganzen das Gepräge von Schattenblättern; sie werden langgestreckt gleichwie etiolierte Pflanzen und dünn, das Assimilations-Gewebe wird wenig ausgebildet, dorsiventrale Entwicklung findet sich nur bei Schwimmblättern, das Palissadengewebe verschwindet oder wird niedrig, die Epidermis wird dünn, hat auf den untergetauchten Teilen keine oder eine schwache Kutikula und enthält oft Chlorophyllkörner; denn die Rolle der Epidermis als Wassergewebe ist hier überflüssig, und Transpiration fehlt bei den untergetauchten Teilen; die äußerste Zellschicht ist bei den Algen gerade die für die Kohlensäureassimilation beste.

Das Licht dringt nur bis zu einer gewissen Tiefe hinab; daher kann das Pflanzenleben, Bakterien ausgenommen, nicht zu großen Tiefen hinabgehen. Blütenpflanzen gehen höchstens 30 m hinab (*Zostera* bis zu 12—14 m), Algen viel tiefer; im Eismeer und im Kattegat liegt die Grenze für Algen etwa bei 40 m, aber noch in 120—150 m Tiefe hat man lebende Algen gefunden*); im Genfer See hat man nach Forel noch in 60 m Tiefe ein Moos, *Thamnium alopecurum var. Lemani,* gefunden, und 4—500 m Tiefe sind vermutlich die äußerste Grenze, bis zu der das Licht hinabdringt. Daß die Protococcoidee *Halosphaera viridis* in 2200 m Meerestiefe gefunden wurde, ist gewiß als eine Folge von Meeresströmungen oder als ein periodisches Sinken zu erklären.

Die verschiedenen Farben werden ungleich stark absorbiert und dringen daher zu verschiedener Tiefe hinab. Die roten Strahlen werden in den oberen Wasserschichten absorbiert, die grünen, die

*) Diese waren wohl von der Strömung mitgerissen und in größere Tiefen geführt worden, wo sie sich eine Zeit lang lebend erhalten können.

blauen und die ultravioletten erst in tieferen. Ultraviolette Farben hat man noch in 400 m Tiefe durch photographische Platten nachweisen können. Hiermit steht die Verteilung der Algen nach der Tiefe in Verbindung: im roten Licht assimilieren die grünen Algen am besten, im gelben die Braunalgen, während auf die Rotalgen grünes und blaues Licht am besten einwirken; daher trifft man jene nur in den oberen Wasserschichten, diese vorzugsweise in den tieferen. Gegen diese namentlich von Engelmann aufrecht erhaltene Lehre hat Oltmanns eingewandt, daß es bei den Algen nur auf die Lichtstärke ankomme; »die Farbe des Meeres ist nur eine Schattendecke, weiter nichts«.

Wärme. Untergetauchte Wasserpflanzen sind weit weniger extremen Wärmegraden und weit geringeren Wärmeänderungen, sowohl täglichen als jährlichen, ausgesetzt, als Landpflanzen, weil Wasser eine große spezifische Wärme hat und ein schlechter Wärmeleiter ist; die Wärmeänderungen des Jahres dringen in verhältnismäßig geringe Tiefen hinab. Viele Wasserpflanzen überwintern grün, weil größere Kälte sie nicht erreicht, und die meisten sind mehrjährig. Das Optimum ihres Wachstums liegt im ganzen tief; gewisse Arten, z. B. *Hydrurus* (eine Alge aus der Klasse der Syngeneticae), gedeihen nur in sehr kaltem Wasser. Daß viele Algen im Sommer verschwinden, wird vielleicht dadurch hervorgerufen, daß das Optimum der Wärme überschritten wird. Die Algen sind gegen schnelle Veränderung der Wärme oft sehr empfindlich (Oltmanns), wie überhaupt gegen plötzliche Veränderungen, auch im Salzgehalte des Wassers. Jede Art hat ihre Eigentümlichkeiten.

Hohe Temperaturen finden sich nur in warmen Quellen, und hier wachsen fast ausschließlich Oscillarien und andere Cyanophyceen, die vielleicht Vertreter der zuerst auf der Erde erschienenen Vegetation sind.

Die Temperatur nimmt mit der Tiefe ab, aber anders in süßem als in salzigem Wasser. In stehendem Süßwasser wird sie auf dem Boden tiefer Seeen ca. 4° sein, weil süßes Wasser bei dieser Temperatur seine größte Dichte besitzt. Höher liegende Wasserschichten können also viel kälter sein. In den Schweizer Seeen beträgt die Bodentemperatur das ganze Jahr ca. 5°. In den Meeren hingegen werden die Schichten desto kälter sein, je tiefer sie liegen, es sei denn daß sich warme oder kalte und salzige Strömungen zwischen sie schieben.

Die Temperatur wirkt auf den Gehalt des Wassers an aufgelöster Luft ein: je kälter, desto reicher ist es an Sauerstoff und an Kohlensäure und desto günstigere Ernährungsbedingungen kann es also dem Pflanzenwachstum bieten. Dieses ist vermutlich der wichtigste Grund für die mächtige Entwicklung der Algenvegetation in den Polarmeeren.

Pflanzennahrungsstoffe und andere Stoffe im Wasser. Das Wasser enthält viele Stoffe aufgelöst, die je nach den Gesteinsarten und den Erdschichten, womit es in Wechselwirkung getreten war, verschieden sind. Kohlensaurer Kalk ist ein sehr gemeiner, durch Kohlensäure aufgelöster Stoff (hartes Wasser); indem sich viele Wasserpflanzen der Kohlensäure des doppelt kohlensauren Kalkes bemächtigen, wird Kalk als einfach kohlensaurer Kalk auf ihrer Oberfläche abgeschieden (Characeen, *Potamogeton*-Arten, gewisse Moose etc.).

Viele Gewässer enthalten organische Verbindungen aufgelöst, die dadurch, daß sie den Sauerstoff verbrauchen, das Wasser zum Aufenthalte für Autophyten ungeeignet machen.

Die wichtigsten Pflanzennahrungsstoffe, wie Kali, Phosphorsäure, Ammoniak, Schwefel etc., finden sich in geringer Menge und in stark verdünntem Zustande gewiß in jedem Wasser, aber man weiß von keinem, daß er deutlich auf die Verteilung der Wasserpflanzen einwirkt. Gewisse Desmidiaceen und Diatomeen sollen Kalk vorziehen, andere Kieselsäure; ähnliche kleine Unterschiede werden sich wohl bei anderen Pflanzen finden. Bedeutung, und zwar eine sehr große Bedeutung, hat in dieser Hinsicht nur das Kochsalz (Chlornatrium). Von den vielen Salzen des Meerwassers: Chlornatrium, Chlormagnesium, schwefelsaure Magnesia, Gips, Chlorkalium u. a., ist das erste das allerwichtigste (ca. 78 %). Der Salzgehalt der Meere ist bekanntlich sehr verschieden, sowohl auf verschiedenen Stellen als auch oft auf derselben Stelle zu verschiedenen Zeiten. Ungefähre Angaben sind folgende: Das rote Meer 4 %, Mittelmeer 3,5—3,9, die großen Ozeane 3,5, Skagerak 3, Kattegat 1,5—3, der große Belt 1,27, Sund 0,92 (in diesen beiden nach den Strömungen sehr veränderlich), der bottnische Meerbusen 0,1—0,5, der finnische Meerbusen 0,3—0,7. Diese Zahlen gelten für das Oberflächenwasser; in den dänischen Meeresteilen findet sich in größerer Tiefe eine salzige Unterströmung aus der Nordsee.

Die große Verschiedenheit der Flora in Salz- und in Süßwasser wird später behandelt werden.

Obgleich sich nicht wenige Süßwasseralgen, besonders niedrig stehende, an Kochsalz anpassen können, wobei eine Vergrößerung der Zellen und andere Formenveränderungen eintreten (Ad. Richter), sind doch fast keine anderen Pflanzen als gewisse Diatomeen dem süßen und dem weniger salzigen Wasser gemeinsam; in dem Brackwasser der Ostsee leben jedoch z. B. einige Characeen, *Enteromorpha intestinalis* und *Potamogeton pectinatus*, die sich auch in süßem Wasser finden.

Die an besonderen Orten auftretenden Schizophyceenvereine werden später besprochen werden.

Das **spezifische Gewicht** von Salzwasser und von Süßwasser ist sehr verschieden und daraus folgt eine verschiedene Tragfähigkeit, die bei den Planktonorganismen eine große Rolle spielt; Süßwasser hat bekanntlich einen geringeren Auftrieb als Salzwasser.

Die Farbe des Wassers ist im reinen Zustande blau. Eine andere Farbe kann durch Organismen (vgl. später) oder durch beigemengte Thonteilchen u. ähnl. oder, besonders im Süßwasser, durch Humussäuren verursacht werden; gelbes oder braunes Wasser enthält oft viele Humussäuren und reagiert sauer, während alkalisches (hartes) Wasser klar (blau) ist.

Die Bewegungen des Wassers sind für die Vegetation von großer Bedeutung. Sie sind entweder Wellenschlag (Brandung) oder Strömungen und wirken zunächst durch Zufuhr von frischem Sauerstoffe. Das still stehende Wasser ist der Vegetation sehr schädlich; und viele Arten fehlen gewiß aus diesem Grunde in größeren, ruhigen Tiefen oder in eingeschlossenen stillen Buchten. Ferner führt das Wasser neue Nahrung zu; Meerwasser enthält z. B. nur wenig Jod und Kalk, und doch speichern viele Algen davon viel auf. Die Wasserbewegungen sind für die Ernährung um so notwendiger, als viele festsitzende Wasserpflanzen, nämlich Algen, in der Regel keine weitreichenden Wurzeln (im physiologischen Sinne) haben. Schließlich wirken die Wasserbewegungen mechanisch, indem sie die Pflanzenteile nach der Stärke der Bewegung mit verschiedener Kraft strecken und biegen. Bei den größeren Pflanzen wird mechanisches Gewebe entwickelt; auch Kalkinkrustation wird zur Festigung der Meeresalgen dienen können; jedoch wachsen Kalk-

algen und viele krustenförmige Algen merkwürdiger Weise besonders in tiefem oder in anderem stillem Wasser. Die Gestalt wird in verschiedener Art den Umgebungen angepasst; so finden sich namentlich in stark strömendem Wasser sehr lang gestreckte Pflanzenteile (das bandförmige Blatt, die langen fadenförmigen Gestalten gewisser Algen).

Man muß übrigens zwischen Strömungen und Wellenbewegungen unterscheiden; viele Arten vertragen jene, aber nicht diese. Sehr viele Arten ziehen ruhiges Wasser vor.

Die Bewegungen des Wassers begünstigen unter anderem die Verbreitung der Vermehrungsorgane (losgerissene vegetative Teile, Sporen, Samen).

2. Kap. Morphologische und anatomische Anpassung.

Infolge der Ernährungsverhältnisse, die von denen der Luftpflanzen sehr abweichen, haben die Wasserpflanzen sehr viele Eigentümlichkeiten des Baues, die im vorigen Kapitel nur teilweise berührt worden sind und die im großen und ganzen als Degeneration, als Rückschritt in morphologischer und in anatomischer Hinsicht, bezeichnet werden müssen, wenn man die Wasserpflanzen mit den Landpflanzen vergleicht; dieser Rückschritt ist mit Henslow (II) als eine Anpassung zu bezeichnen. Für die höheren Arten (namentlich für die Gefäßpflanzen) seien folgende Eigentümlichkeiten des Baues hervorgehoben:

1. Wurzeln und analoge Organe. Da die Nahrung von allen untergetauchten Teilen vermutlich durch die ganze Oberfläche aufgenommen wird, werden bei untergetauchten Pflanzen die Organe reduziert, die sonst aus der Erde mineralische Nahrung aufnehmen: die Wurzeln und die analogen Organe der Kryptogamen. Mehrere Gefäßpflanzen sind ganz wurzellos (*Salvinia*, *Wolffia*, *Ceratophyllum*, *Utricularia vulgaris*, *Aldrovandia*, *Genlisea*); bei anderen hält das Wachstum der Wurzeln bald inne, sie verzweigen sich nicht, und es kann sogar die Wurzelhaube abgeworfen werden (*Azolla*, *Lemna*, *Hydrocharis*, *Pontederia*, *Pistia*). Wurzelhaare fehlen bei *Lemna minor*, *L. trisulca*, *Myriophyllum*, *Butomus umbellatus*, *Caltha palustris*, *Hippuris vulgaris* (von dem Wurzelhalse abgesehen), *Nym-*

phaea alba u. a. (vgl. F. Schwarz). Die Wurzeln sind zunächst Festheftungsorgane.

2. Wasser leitende Röhren werden aus demselben Grunde weniger notwendig: die Gefäße und der ganze Holzteil werden bei den Gefäßpflanzen reduziert. Der Siebteil als eiweißleitendes Gewebe erfährt keine Reduktion. Die leitenden Gewebe werden immer mehr in der Mitte des Organes vereinigt, so daß sie zuletzt einen zentralen Strang bilden (Van Tieghem stellt vier Typen degradierter Wurzeln auf; Ann. sc. nat. 5e sér., t. XIII).

3. Das mechanische Gewebe wird reduziert oder gar nicht entwickelt, weil die Tragfähigkeit des Wassers größer ist als die der Luft. Namentlich werden biegungsfeste Konstruktionen nicht entwickelt. Gegen die Streckung durch Wasserbewegungen wird mechanisches Gewebe mit zugfesten Konstruktionen angewandt; gewisse Algen z. B. haben Verstärkungsrhizoiden in den unteren Teilen des Thallus, was Wille (I) eingehend nachgewiesen hat. Verholzung findet sich nicht oder nur sparsam (bei den Gefäßen). Dazu kommt, daß

4. Lufträume bei den Wasser- und Sumpfpflanzen, Algen und Podostemaceen ausgenommen, sehr häufig und sehr groß sind. Diese Lufthöhlen dienen zur Verminderung der Dichte (Schwimmapparate), außerdem zum Luftwechsel (Atmung; S. 45). Ein eigentümliches Luftgewebe ist das Aerenchym (Schenck, IV; Goebel, II, 2. Teil).

5. Dickenwachstum findet sich bei den Achsenorganen der Wasserpflanzen nur ausnahmsweise, was mit den unter 2, 3 und 4 genannten Umständen zusammenhängt.

6. Die Epidermis ist, wie früher erwähnt, dünn und führt oft Chlorophyll. Haare fehlen bei den allermeisten Blütenpflanzen und sind, wo sie vorkommen, entweder schleimbildend (vgl. 8), oder dienen zur Verstärkung der Assimilation oder zur Atmung (die beiden letzten Fälle bei Algen und Podostemaceen).

7. Spaltöffnungen fehlen bei den allermeisten untergetauchten Teilen und sind bei den wenigen, wo sie vorkommen, vermutlich entweder Wasserporen oder ganz ohne Funktion.

8. Viel Schleim wird besonders auf jungen Organen gebildet, teils von Haaren, teils von inneren Schleimgängen sowie auf Samenschalen. Sein Nutzen ist nicht ganz klar; in gewissen Fällen

schützt er vielleicht gegen ein Uebermaß und gegen die unmittelbare Berührung des Wassers (Goebel, Schilling); der Schleim, der sich oft an Algen, die am Strande oder in stark bewegtem Wasser wachsen, findet, z. B. bei *Nemalion multifidum*, mag sie gegen die Gewalt der Wasserbewegungen (und gegen Austrocknung?) schützen (Wille, I).

9. Gewiß die allermeisten Wasserpflanzen sind, jedenfalls unter den Kormophyten, mit Ausnahme von *Salvinia*, *Naias* und *Subularia*, mehrjährig, was mit den günstigen, von dem Wechsel des Jahres wenig beeinflussten Lebensverhältnissen im Einklange steht. Die vegetative Vermehrung vieler Wasserpflanzen übertrifft weit die geschlechtliche; dieses geht so weit, daß der Fruchtansatz durch das Wasser ganz verhindert werden kann. Gewisse Pflanzen, wie *Elodea Canadensis* (in Europa jedenfalls), viele *Lemna*-Arten u. a. vermehren sich ausschließlich auf vegetativem Wege.

Das hier angeführte bezieht sich namentlich auf die größeren und die höher organisierten Wasserpflanzen. Ihre Formen sind übrigens höchst verschieden, was bei den einzelnen Vereinsklassen behandelt werden wird.

In morphologischer und in biologischer Hinsicht weichen die Bauverhältnisse der 3 im folgenden zuerst genannten Vereinsklassen bedeutend von dem vorhin angeführten ab.

Die Arten der Wasserpflanzen haben durchgehends eine sehr große geographische Verbreitung. Begründet ist dieses teils dadurch, daß die Lebensbedingungen über weite Strecken gleichförmig oder wenig verschieden sind, teils dadurch, daß viele Arten von Wasservögeln und von Wasserinsekten verbreitet werden und daß die kleinsten, meist mikroskopischen Arten wohl auch durch Luftströmungen fortgetragen werden. In den Meeren sind die geographischen Unterschiede teilweise größer, als bei anderen Gewässern, was von größeren physikalischen Verschiedenheiten und durchgehender größerer Konstanz im Salzgehalte, in der Wärme etc. des Meerwassers herrühren mag.

Die hydrophilen Vereinsklassen. Die an viel Wasser gebundene Vegetation kann in folgende 14 Vereinsklassen geteilt werden:

A. Die von frei schwebenden oder frei schwimmenden Individuen gebildeten, also an keinen festen Nährboden gebundenen Vereine.

1. Klasse. **Das Plankton.** 3. Kap.
2. » **Glaciale Pflanzenvereine** (des Eises und des Schneees). 4. Kap.
3. » **Saprophile Flagellatenvereine.** 5. Kap.
4. » **Hydrochariten-Vereinsklasse** (litorale Schwimmvegetation in Süßwasser). 6. Kap.

B. **Die** an den Boden gebundenen, von echten, untergetauchten oder mit Schwimmblättern versehenen Wasserpflanzen gebildeten Vereine. 7. Kap.

a) Die an steinigen Boden gebundenen (lithophilen) Vereine.

5. Klasse. **Nereïden-Vereinsklasse.** 8. Kap.

b) Die an losen Boden gebundenen Vereine. 9. Kap.

6. Klasse. **Enaliden-** oder **Seegrasvegetation.** 10. Kap.
7. » **Limnäen-Vereinsklasse** (Vegetation auf losem Süßwasserboden). 11. Kap.
8. » **Schizophyceen-Vereinsklasse.** 12. Kap.

C. Sumpfpflanzenvereine. 13. Kap.

a) 9. Klasse. **Salzwassersümpfe** (Mangrovevegetation). Wird im 5. Abschnitte (Halophytenvegetation) behandelt werden.

b) Süßwassersümpfe (Helophytenvegetation).

10. Klasse. **Rohrsümpfe.** 14. Kap.
11. » **Sumpfmoore.** 15. Kap.
12. » **Sphagnummoore.** 16. Kap.
13. » **Sphagnumtundren.** 17. Kap.
14. » **Sumpfgebüsche** und **Sumpfwälder** in Süßwasser. 18. Kap.

3. Kap. Das Plankton.

Der Ausdruck Plankton ist von Hensen (I) eingeführt worden, um das passiv, durch Wind und Strömungen umhertreibende, in dem Wasser schwebende oder auf ihm schwimmende, sowohl Totes als Lebendes, sowohl Tiere als Pflanzen zu bezeichnen. In diesem Zusammenhang ist natürlich nur die Rede teils von den niedrig stehenden Organismen (Protisten u. a.), die als autophyte Pflanzen aus anorganischem Material organische Stoffe hervorbringen können, teils

von den gewiß weit weniger zahlreichen, unter ihnen und von ihren Abfallstoffen lebenden Bakterien. Zum Plankton im eigentlichen Sinne dürfen nicht Pflanzen gerechnet werden, die wie der Sargassotang von den Küsten losgerissen und auf das offene Meer hinausgeführt werden, oder wie viele Süßwasseralgen (*Oedogonium*, *Cladophora* u. a.) anfangs festsitzen, später in ruhigem Wasser emporsteigen und sich mit Hilfe von Luftblasen (vermutlich Sauerstoffblasen), die zwischen ihren verfilzten Fäden ausgeschieden werden, schwimmend erhalten.

In floristischer Hinsicht können folgende drei Floren unterschieden werden:

Das ozeanische Plankton, an das offene Meer gebunden;

das neritische Plankton (Haeckel), an die Küsten gebunden, an Individuen und Formen reicher, und

das Süßwasserplankton, das man bei einzelnen großen Seeen vielleicht in zwei, den marinen parallele Abteilungen zerlegen kann.

Die Planktonorganismen sind alle mikroskopisch; sie leben meist einzeln, vielleicht weil sie so leichter ihr Auskommen finden. Sie gehören zu mehreren systematisch niedrig stehenden Gruppen, die namentlich folgende sind:

I. Blaugrüne Algen (Schizophyceae, Cyanophyceae), als »Wasserblüte« bekannt, wenn sie in Menge vorkommen und das Wasser bläulichgrün, spangrün, graugrün oder rot färben. In den Meeren kommen z. B. vor: *Trichodesmium erythraeum* (im »roten« Meer und in anderen Meeren meist in der Nähe der Küsten, färbt das Wasser rot), *Nodularia spumigena* (in der Ostsee gemein und in riesigen Mengen, färbt grünlichgrau), *Aphanizomenon Flos aquae* (in der Ostsee), *Anabaena torulosa* (desgl.), *Xanthotrichum* und *Heliotrichum* (im tropischen atlantischen Ozean), *Coelosphaerium Kuetzingianum*; in Süßwasser: *Anabaena circinalis*, *A. Flos aquae*, *Aphanizomenon Flos aquae*, *Clathrocystis aeruginosa*, *Polycystis aeruginosa*, *P. prasina*, *Gloeotrichia echinulata* u. a., die das Wasser gewöhnlich grünspanig oder bläulichgrün färben und einen eigentümlichen Geruch verbreiten. Ein Teil von ihnen sind echte Planktonorganismen, die sich im Wasser unter der Oberfläche schwebend finden; aber andere schwimmen auf der Oberfläche in Menge wie Rahm auf Milch; Klebahn und Strodtman haben entdeckt, daß diese Arten kleine, unregelmäßige, mit Luft erfüllte Räume im Protoplasma der Zellen

haben und daß diese Luftvakuolen ihre Steigfähigkeit verursachen. Reife Sporen haben keine Luftvakuolen und sinken.

Den Schizophyceen seien die Bakterien angeschlossen. B. Fischer hat auf der deutschen Planktonexpedition Bakterien im Ozeane nachgewiesen, selbst weit vom Lande weg und in 800 bis 1100 m Tiefe, von 200 bis 400 m Tiefe sogar in recht großer Anzahl. Dieselbe Art zeigt in Form und in Größe große Verschiedenheiten. Die Bakterien sind selbstbeweglich und besonders schraubig gewunden; einige sind leuchtend.

II. Diatomeen färben das Wasser bräunlich oder grünlich, besonders in den Polarmeeren, wo sie in ungeheuren Mengen mit großem Reichtum an Individuen, aber mit wenigen Arten auftreten, besonders mit solchen der Gattungen *Thalassiosira*, *Chaetoceras*, *Rhizosolenia*, *Coscinodiscus* u. a. (über grünliches Wasser im nördlichen atlantischen Ozeane vgl. Joh. Steenstrup). Einige leben einzeln, viele sind in Ketten von verschiedener Form vereinigt. Sie sind alle echte Planktonorganismen, die sich nicht auf der Wasseroberfläche schwimmend ansammeln können. Großenteils sind sie von Schleim umgeben. In Süßwasser finden sich z. B. die Gattungen *Fragilaria*, *Melosira*, *Asterionella*, *Synedra* etc.

III. Peridineen (Dinoflagellaten) finden sich besonders in Salzwasser und färben, wenn sie in großen Mengen auftreten, die Gewässer braun, z. B. *Ceratium Hirundinella*, das in den Seeen der Alpen, des Himalaya etc. lebt, und *C. tripos* in Salzwasser. In den Meeren des Nordens finden sie sich in größter Menge, aber in geringer Artenanzahl, in wärmerem Wasser in geringerer Individuenzahl, aber mit vielen Arten von mannigfaltiger Gestalt (Schütt); besonders ist die Gattung *Ceratium* häufig. Sie sind mit zwei Cilien versehen, selbstbeweglich und gehören zu den leuchtenden Organismen, die namentlich in Herbstmonaten, wo sie in der westlichen Ostsee am zahlreichsten sind, Meeresleuchten verursachen.

Zu den genannten drei Gruppen gehören die allermeisten Planktonorganismen. Außerdem treten z. B. Chlorophyceen als solche auf; so können *Volvox globator* u. a. Arten genannt werden, die in Süßwasser (Dänemarks) bisweilen in zahllosen Scharen vorkommen; ferner die Protococcoideen *Chlamydomonas* und *Golenkinia radiata* (in der Schweiz nach Chodat), *Tetraspora Poucheti*. Diese scheint den Küsten von Norwegen, der Färöer und von Island ge-

meinsam zu sein und ist z. B. von Pouchet bei den Lofoten in ungeheuren Massen gefunden worden. Gelegentlich können Desmidiaceen, oder *Scenedesmus*, *Pediastrum* u. a. Formen in das Süßwasserplankton eingemischt sein. Bemerkenswerte Formen sind noch: In Süßwasser *Chromulina* (zu den Syngeneticae gehörig, braun), im Meere *Calcocyteae*, *Murracyteae*, *Xanthelleae*, *Dictyocheae* u. a. wenig bekannte Formen, ferner *Halosphaera viridis*, eine Protococcoidee, die eine grüne Kugel von 1 mm Durchmesser ist und in wärmeren Teilen des atlantischen Ozeanes von der Oberfläche bis zu 200 m Tiefe gemein vorkommt, aber auch in 2200 m Tiefe gefunden worden ist (S. 122).

Die Anpassung der Planktonorganismen an die Verhältnisse. Das spezifische Gewicht muß selbstverständlich ungefähr das des Wassers und nach der Tiefe abgepasst sein; man weiß hierüber jedoch nicht viel. Es wird natürlich vom Inhalte der Zellen beeinflusst (die Produkte des Stoffwechsels, z. B. Fett und Gase, spielen eine Rolle), auch von der Dicke der Zellwände (immer äußerst dünn), und muß bei Arten des Salz- und des Süßwassers verschieden sein. Planktondiatomeen sind saftreicher, aber dünnschaliger als Grunddiatomeen.

Schwebeinrichtungen. Schütt (II) hat mehrere Verhältnisse nachgewiesen, die dazu dienen, um die Oberfläche der mikroskopischen Organismen des Planktons größer zu machen, wodurch die Schwebfähigkeit wächst wie auch die Fähigkeit, einem zu plötzlichen Steigen oder Sinken zu entgehen, das lebensgefährlich sein könnte. Die Planktonorganismen sind fast alle (besonders die Diatomeen und die Peridineen) außerordentlich groß oder ausgedehnt; bei einigen ist die Oberfläche durch lange Fäden, Borsten und Stacheln (Diatomeen, Peridineen) vergrößert, oder der Körper selbst ist im ganzen fadenförmig, bisweilen gekrümmt oder schraubig gewunden (Diatomeen); andere sind münzen- oder fallschirmförmig oder haben segel- und ringförmige Verlängerungen; wieder andere sind zu Ketten etc. vereinigt: Verhältnisse, die unverständlich bleiben, wenn sie nicht gerade die angeführte Aufgabe haben (in gewissen Fällen sind z. B. die Stacheln vielleicht zugleich ein Schutz gegen Feinde), die aber auch gerade dadurch vollständig erklärt erscheinen.

Dieses wird durch den Unterschied zwischen den Planktondiatomeen und den Grunddiatomeen bestärkt. Diese sitzen fest

oder kriechen umher, haben auf den Schalen Nähte, wodurch das Protoplasma austritt, so daß sie sich bewegen, die günstigste Beleuchtung aufsuchen und sich festhalten können. Die Planktondiatomeen haben keine Nähte. Die Grunddiatomeen haben die erwähnten Körperverlängerungen etc. nicht.

Die Beschaffenheit des Planktons. Man kann zwischen gleich- und ungleichartigem Plankton unterscheiden. Bisweilen ist es außerordentlich reich an Arten, bisweilen, namentlich wenn die Menge so groß ist, daß das Wasser gefärbt wird, sehr artenarm (Diatomeengebiete in arktischen Meeren). Es sind besonders Diatomeen, Peridineen und Cyanophyceen, die das Wasser färben.

Die Menge des Planktons. Die starke Teilungsfähigkeit der Planktonorganismen ist der Grund für ihre oft ungeheure Vermehrung und Menge. Die Menge ist jedoch nach Zeit und Ort sehr verschieden. »Das reine Blau ist die Wüstenfarbe der Hochsee. Dem Grün der Wiesen vergleichbar ist die Vegetationsfarbe der arktischen Fluten; doch die Farbe üppigster Vegetation, des größten pflanzlichen Reichtums, ist das schmutzig grünliche Gelb der seichten Ostsee« (Schütt). Hensen hat Methoden erfunden und angewandt, um die Quantität des Planktons zu berechnen (vgl. auch Haeckel); sein Ziel ist, die Menge organischen Stoffes zu berechnen, die im Meere zu bestimmter Zeit und an bestimmter Stelle hervorgebracht wird, ein Ziel von größter praktischer Bedeutung, da das ganze Tierleben des Meeres, zunächst das niedere, dann auch das höchste, von den vegetabilischen oder doch Kohlensäure assimilierenden Organismen des Planktons abhängt: das Plankton ist die Urnahrung (hiervon muß man jedoch sicher die Cyanophyceen ausnehmen; sie vertreiben jedenfalls gewisse Tiere, wie die Fische, und schaden der Fischerei, wo sie in Menge auftreten; ob sie von Tieren gefressen werden, ist unsicher).

Die Pflanzengeographie des Meeres ist erst sehr wenig bekannt. Im großen und ganzen scheinen die Diatomeen in den kalten, die Cyanophyceen, die Peridineen u. a. in den warmen Meeren am zahlreichsten zu sein. Die Arten haben als Wasserpflanzen eine sehr weite Verbreitung, weil die äußeren Verhältnisse über ungeheure Strecken gleichartig sind; aber wenn es scheint, daß trotz der Meeresströmungen eine gewisse Ortsansässigkeit der Arten vorkomme und daß nur wenige Arten kosmopolitisch seien,

so zeugt dieses dafür, daß im Meere Verschiedenheiten vorkommen, die nicht allen Arten überall zu leben erlauben. Das Plankton findet sich im ganzen Meere, am typischten und reinsten fern von den Küsten, auf dem offenen Meere.

Die Tiefe, bis zu der das Plankton hinabgeht, ist verschieden. Haeckel unterscheidet 3 Zonen im Meere: Oberflächenzone (das pelagische Plankton), das zonarische Plankton (in einer gewissen Tiefenzone) und das bathybische Plankton, das immer über dem Boden schwebt, ihn aber nicht berührt. In den Süßwasserseeen finden sich ähnliche Verschiedenheiten; Appstein unterscheidet in einem See bei Kiel folgende 3 Zonen: Oberflächenschicht bis 2 m Tiefe, Mittelschicht 2—10 m Tiefe, Tiefenschicht unter 10 m.

Zeitliche Verschiedenheiten. Die Menge des Planktons ist zu verschiedenen Jahreszeiten nach Qualität und Quantität verschieden. Es gilt für viele, wahrscheinlich für alle Arten, daß sie zu gewissen Jahreszeiten in der Oberflächenschicht zum Vorscheine kommen, ein Maximum der Menge erreichen und verschwinden, um vielleicht anderen Platz zu machen. Beobachtungen sind teils bei Neapel und Sicilien, teils und besonders in der westlichen Ostsee (von Hensen, Schütt u. a.) gemacht worden. Die Cyanophyceen unserer Gewässer kommen nur in den warmen Monaten zum Vorscheine. Die Peridineen (z. B. *Ceratium tripos* in der Ostsee und im Kattegat) haben ihr Maximum im Herbste (Meeresleuchten); von den Diatomeen erreicht die Gattung *Chaetoceras* in der Ostsee ihr Maximum im März (bei Neapel im November), *Rhizosolenia alata* im Juni und Juli. Im Monat Juni 1893 waren die Hauptmasse des Planktons im Gullmarsfjord (Westküste von Schweden) Peridineen (*Ceratium*-Arten) und wenige Diatomeen; aber in den letzten Tagen des Monates nahmen die Peridineen an Anzahl ab, und die Hauptmasse waren nun Copepoden und Cladoceren, zugleich kamen Scharen von Makrelen in den Fjord herein; im November wurde das Plankton vorzugsweise von Diatomeen, besonders von *Chaeteceras*-Arten, gebildet, und der Hering war vorhanden; im Februar war die Anzahl der Diatomeen vermindert (Cleve). Diese Periodizität muß mit Änderungen des spezifischen Gewichtes in Verbindung stehen (hervorgerufen durch Änderungen in der Wasserwärme, in der Lichtstärke u. a., was auf die Assimilationsthätigkeit einwirkt); bei einigen ist sie, wie man weiß, an die Sporenbildung gebunden, indem

die Sporen wegen der aufgehäuften Vorratsnahrung schwerer sind als die vegetativen Zellen und sinken.

Tägliche Schwankungen finden auch statt, jedenfalls bei dem tierischen Plankton, und hängen sicher von der Beleuchtung und von den durch verschiedene Erwärmung hervorgerufenen Wasserströmungen ab; gewisse Arten steigen nur zu gewissen Tageszeiten nach den obersten Schichten.

4. Kap. Die glaciale Vegetation (des Eises und des Schneees).

Diese glaciale Vegetation schließt sich der des Planktons aufs engste an. Schon lange weiß man, daß Tiere und Pflanzen auf den ausgedehnten Schnee- und Gletscherfeldern der Polarländer und der Hochgebirge (Alpen, Pyrenäen, Anden) leben; es sind meist mikroskopische, aber sie können wie das Plankton in so ungeheuren Mengen auftreten, daß sie Schnee und Eis färben. Die Tiere sind besonders Poduriden *(Desoria saltans,* der blaue *Achorutes viaticus),* Tardigraden, Rädertiere, Rundwürmer. Die Vegetation, womit uns besonders Wittrock und Lagerheim bekannt gemacht haben, wird meist von Wasserpflanzen, nämlich von Algen (Diatomeen, Grünalgen, Cyanophyceen, Bakterien), und von Moosen (im Vorkeimzustande) gebildet. Nach den Farben unterscheidet man roten, braunen, grünen und gelben Schnee.

Roter Schnee ist der gewöhnlichste und am längsten bekannte; seine Farbe wechselt von blutrot bis rosenrot, ziegelrot und purpurbraun. Er wird besonders durch die Schneealge, *Sphaerella nivalis*, und durch ihre Var. *lateritia* verursacht. Diese einzellige, kugel- oder eiförmige Alge hat einen roten Inhalt und färbt die obersten Schneeschichten bis zu wenigen cm Tiefe; sie vermehrt sich im geschmolzenen Schneewasser durch Schwärmsporen. Außerdem kommen *Gloeacapsa sanguinea*, Diatomeen u. a., in Ecuador besonders *Chlamydomonas*-Arten vor.

Brauner Schnee wird unter anderem durch eine Desmidiacee, *Ancylonema Nordenskiöldii,* hervorgebracht, die einen violetten Zellsaft hat und zusammen mit anderen Algen und dem Kryokonit (sehr feinen mineralischen Teilen) auf dem grönländischen Inlandseise eine wichtige Rolle spielt, indem sie die Sonnenwärme stärker aufsaugt als das Eis und in dieses tiefe Löcher schmilzt. Mit ihr

leben z. B. *Pleurococcus vulgaris*, *Scytonema gracile*, Diatomeen u. a. zusammen.

Grüner Schnee wird durch Grünalgen verursacht, z. B. durch Desmidiaceen, ferner durch Cyanophyceen und Moosvorkeime und grüne Individuen von *Sphaerella nivalis*. Hellgelber und grüngelber Schnee werden durch eine andere Alge, vielleicht durch den von den Schneefeldern der Karpathen bekannten *Chlamydomonas flavo-virens* hervorgerufen.

Diese Pflanzenvereine sind deutliche Beispiele für die außerordentliche Abhärtung der Pflanzenzellen; einen anderen Schutz, um starke Kälte auszuhalten, als die eigentümlichen Eigenschaften des Protoplasmas scheinen sie nicht zu haben. Den größten Teil des Jahres liegen sie in Eis und Schnee eingefroren und im Dunkel der Polarnacht; wenn die Sommersonne Eis und Schnee schmilzt, erwachen sie zum Leben, und führen in Wasser, dessen Temperatur nur wenig über 0° beträgt, ihre Ernährung und Fortpflanzung aus. Jede Nacht friert an manchen Orten das am Tage geschmolzene Wasser, und so vergeht ihr Leben in Eis und Eiswasser (vgl. S. 21). Auch in einer anderen Hinsicht ist die Schneealge merkwürdig abgehärtet: sie kann trocken aufbewahrt und viele Monate relativ hoher Wärme ausgesetzt werden, ohne zu sterben. Dasselbe gilt von gewissen Schneetieren.

5. Kap. Die saprophilen Flagellatenvereine.

Neben den Vereinen des Planktons können die saprophilen Flagellatenvereine erwähnt werden. Es wird darunter die von Flagellaten wie *Euglena viridis* und *sanguinea*, von Arten wie die farblose *Polytoma uvella*, von verschiedenen Schizophyceen und Bakterien gebildete Vegetation verstanden, die allgemein in stehendem Wasser vorkommt, das besonders reich an organischen Stoffen und gewiß sehr sauerstoffarm ist, z. B. in Wasser bei menschlichen Wohnungen (Mistjauche, Straßenpfützen etc.), und das von ihr gefärbt sein kann. Gewöhnlich ist es stark grün gefärbt. Die grünen Organismen können vermutlich Kohlensäure assimilieren, während sie Stickstoffverbindungen und andere Nahrung aus den organischen Teilen des Wassers aufnehmen; sie sind also wohl Halbsaprophyten. *Euglena sanguinea* u. a. färben rot. Diese Organismen sind außerdem dadurch von den

Lebensformen des Planktons unterschieden, daß die am häufigsten auftretenden selbstbeweglich sind. Echte Planktonorganismen sind hier durch die Beschaffenheit des Wassers ausgeschlossen.

6. Kap. Hydrochariten-Vereinsklasse.

An den Ufern von Süßwasser, an Stellen mit Schutz gegen Wellenschlag, z. B. zwischen Sumpfpflanzen, in kleineren Gewässern (Gräben, Teichen etc.) lebt eine Vegetation, die zwar schwimmend und zum Teil schwebend wie das eigentliche Plankton (also jedenfalls nicht festgeheftet) ist und zwischen deren Arten Planktonorganismen zwar oft eingemengt sind, die aber doch so wesentlich von dem Plankton abweicht, daß sie zu einer besonderen Vereinsklasse gestellt werden muß. Sie unterscheidet sich von ihm in zwei Punkten: 1. in dem Vorkommen von Blütenpflanzen, Wasserfarnen und Moosen, also von ganz anderen Lebensformen, und 2. von Algen aus ganz anderen Gruppen als im Plankton.

Sporenpflanzen. Die Algen sind besonders Coniugaten. Diese können in großer Menge aufsteigen und auf der Wasseroberfläche liegen, indem sie von den durch die Assimilation ausgeschiedenen Luftblasen, die zwischen ihren Fäden hängen bleiben, gehoben werden (*Zygnema*, *Spirogyra*, *Mougeotia* u. a.), oder können im Wasser schweben (Desmidiaceen). Ferner kommen vor: Protococcoideen (Volvocaceen), *Conferva*, *Microspora* u. a., von denen einige vielleicht ursprünglich festsaßen (*Oedogonium*, *Cladophora*, *Chaetophora* u. a. haben normal Rhizoiden), außerdem Diatomeen und Peridineen, wodurch diese Vegetation mit der des Planktons verbunden wird, Moose, nämlich *Riccia* (sowohl untergetauchte als schwimmende Arten), *Amblystegium giganteum* u. a. und die Wasserfarne *Azolla* und *Salvinia* (beide sind schwimmend).

Die Blütenpflanzen können folgendermaßen gruppiert werden:

A. Untergetauchte: *Ceratophyllum*, *Utricularia*, *Aldrovandia*, *Lemna trisulca*, (*Stratiotes aloides*).

B. Mit Schwimmblättern versehene: *Hydrocharis*, *Hydromystria stolonifera* (*Trianea Bogotensis*), *Lemna minor*, *L. polyrrhiza*, *L. gibba*, *Wolffia arrhiza*. Auch *Pistia* und *Pontederia crassipes* können vielleicht hierher gerechnet werden.

C. Übergangsformen zu der durch Wurzeln befestigten Limnäenvegetation: *Hottonia palustris, Jussieua repens* u. a.

Viele Blütenpflanzenarten können die Gewässer in außerordentlicher Menge erfüllen, z. B. *Lemna, Pistia, Pontederia crassipes.*

Die untergetauchten Arten müssen, wie die Planktonorganismen, etwa das spezifische Gewicht des Wassers haben; die normal schwimmenden Arten halten sich besonders durch Schwimmblätter, die alle stark mit Luft erfüllt sind, auf der Oberfläche. Dieser Umstand erhält z. B. bei *Lemna gibba* und bei *Hydromystria* in der Dicke der Sprosse und in der stark gewölbten Unterseite der Blätter seinen Ausdruck.

Der Sproßbau ist verschieden. Bei den meisten untergetauchten Blütenpflanzen haben die Sprosse sehr gestreckte Internodien und sehr dünne Stengel; die gewöhnlich sitzenden oder kurzgestielten Blätter sind in fadenförmige Zipfel geteilt (*Utricularia, Ceratophyllum, Hottonia* u. a.). Bei den schwimmenden sind die Sprosse meist kurzgliedrig und kurz, und die Spreiten haben oft die für Schwimmblätter typische Form, d. h. sie sind sehr breit, schildförmig, herzförmig, oder eiförmig mit herzförmigem Grunde (*Riccia natans, Hydrocharis, Hydromystria*; auch *Azolla* kann hier genannt werden); etwas anders geformt, aber doch breit, sind die Blätter von *Lemna* und *Pistia.* Die Aufgabe des Schwimmblattes ist unter anderem, die Gleichgewichtsstellung der Pflanze auf dem Wasser zu sichern; in Übereinstimmung hiermit werden Schwimmblätter oder ähnliche Gleichgewichtsorgane bei einigen Keimpflanzen frühe gebildet (*Salvinia, Lemna* etc.; Goebel, II, 2. Teil).

Daß dieser Unterschied zwischen untergetauchten und schwimmenden Blättern eine enge Anpassung an die Umgebungen ist, sieht man besonders deutlich bei *Salvinia* und bei Wasserpflanzen, die mit Wurzeln befestigt sind, z. B. bei *Ranunculus (Batrachium), Cabomba* u. a., die sowohl untergetauchte als schwimmende Blätter haben.

Bei den frei im Wasser schwebenden Pflanzen wird die Nahrung von der ganzen Oberfläche aufgenommen, und bei den Gefäßpflanzen fehlt entweder die Wurzel (*Wolffia, Ceratophyllum, Utricularia*) oder ist stark reduziert (vgl. S. 126); die wichtigste Rolle der Wurzel bei Pflanzen wie *Lemna, Hydrocharis* u. a. ist gewiß, der Pflanze eine bestimmte Stellung im Wasser zu sichern, sie gegen Umwerfen zu schützen (dieselbe Funktion haben die Wasserblätter von *Salvinia*).

F o r t p f l a n z u n g. Die Teilung der vegetativen Organe spielt bei allen eine große Rolle; nicht nur die Algen, sondern auch Farne wie *Azolla*, Blütenpflanzen wie *Lemna, Hydrocharis, Stratiotes* u. a. vermehren sich außerordentlich rasch durch Teilung. Als Verbreitungsmittel dienen vorzugsweise die vegetativen Teile, z. B. bei *Lemna*; die kleinen Sprosse von *Wolffia Brasiliensis* werden durch Wasservögel verbreitet. Im Einklange hiermit ist Sporen- oder Samenbildung bei mehreren fast unbekannt oder sehr selten (z. B. bei *Lemna*). Die Befruchtung ist bei den Kryptogamen ans Wasser gebunden, und einige wenige Blütenpflanzen blühen unter Wasser (*Ceratophyllum*); die Blüten anderer werden in der Luft entwickelt, sind sogar meistens Insektenblüten (*Utricularia, Hottonia, Hydrocharis* etc.). Die Fruchtreife geht in den meisten Fällen unter Wasser vor sich.

L e b e n s d a u e r. Die allermeisten sind mehrjährig, wie die Wasserpflanzen im ganzen. Einjährig sind *Salvinia* und viele Algen. Die Blütenpflanzen bilden oft besondere, knospenähnliche Wintersprosse (hibernacula), die im Herbste zu Boden sinken (*Utricularia, Aldrovandia, Ceratophyllum*), oder die mit Vorratsnahrung erfüllten, jüngeren, noch nicht stark lufthaltigen Sprosse überwintern ohne irgend eine Umbildung, nachdem die entwickelten Teile abgestorben sind (*Lemna*). Auch gewisse Algen, z. B. *Cladophora fracta*, zeigen eine ähnliche Entwicklung, indem sie im Herbste zu Boden sinken, und durch dicke, inhaltreiche Zellen überwintern, die im Frühjahre zu neuen Individuen auswachsen (Wille).

7. Kap. Die Bodenvegetationen (Klassen 5—8).

Einen Übergang zu den Bodenvegetationen bildet die Eis- und Schneevegetation, insoweit als der Nährboden bei ihr periodisch fest ist. Bei den folgenden Vereinsklassen sind die Pflanzen festsitzend (oder umherkriechend: Diatomeen). Haeckel nennt sie im Gegensatze zum Plankton Benthos. Folgende Faktoren müssen die Grundlage für die Einteilung in Hauptgruppen abgeben: 1. die Beschaffenheit des Bodens (steiniger Boden, loser Boden), wonach die Vegetation eingeteilt wird in: a. die lithophile (steinliebende), b. die psammophile (sandliebende) und die pelophile (schlammliebende), und 2. die Beschaffenheit des Wassers (salzig, süß).

Nach der Tiefe, bis zu der die Vegetation hinabgeht, kann man

mit Haeckel zwischen der litoralen (mit verschiedenen Unterabteilungen) und der abyssalen Vegetation unterscheiden.

Wie tief die autophyte Vegetation hinabgeht, hängt gewiß zunächst von der Lichtstärke ab (S. 122), auch von der Luftmenge; die Druckverhältnisse scheinen keine große Bedeutung zu haben.

Innerhalb der Grenzen, wo diese Umstände ein Pflanzenleben zulassen, können sich wegen der Beschaffenheit des Bodens pflanzenlose oder sehr pflanzenarme Strecken finden, unterseeische Wüsten:

1. Organischer Schlick, d. h. ein von verwesenden Teilen erfüllter schwarzer Schlamm, wimmelt von gewissen niederen Tieren, lässt aber kein höheres, autophytes Pflanzenleben gedeihen. Vermutlich findet sich hier allerdings eine reiche Bakterienflora, namentlich von *Beggiatoa*-Arten; aber man weiß darüber wenig (Warming, II). Blauer Thonboden, der sich in großen Gebieten z. B. des Kattegats findet, ist auch pflanzenlos.

2. Stark bewegter Meeresboden ist sicher ganz pflanzenlos, z. B. große Gebiete des Bodens der Nordsee. Helgoland liegt wie eine Oase in einer Sandwüste, deren Sand ununterbrochen durch Wellenschlag und Ebbe und Flut in Bewegung gesetzt wird (Reinke).

3. In den Polarmeeren kann das Eis die Küste fast das ganze Jahr mit einem Gürtel umgeben und den Boden rein scheuern; dieses ist der Grund für die Pflanzenarmut mancher Strecken (Kjellman).

Auf jedem von höheren Pflanzen bewachsenen Boden, sowohl in Süß- als in Salzwasser, verteilt sich die Vegetation in Zonen und Regionen nach der Tiefe; die Gründe hierfür sind in den einzelnen Fällen bei weitem nicht sicher nachgewiesen.

Von Eigentümlichkeiten, wodurch sich die festsitzenden Wasserpflanzen von denen des Planktons auszeichnen, muß die Entwicklung mechanischen Gewebes hervorgehoben werden, das je nach den Anforderungen entweder zug- oder biegungsfest ist. Die in stark strömendem Wasser entwickelten Pflanzen müssen zugfest sein.

8. Kap. Die Vereinsklasse der Nereïden (steinliebenden Hydrophyten).

Diese Vegetation ist an Felsen, lose Steine, Schneckenschalen u. ähnl. feste und harte Unterlagen an Küsten und Ufern gebunden. Viele der Arten, die sich auf dieser Unterlage finden, wachsen auch

epiphytisch, z. B. auch an Pfählen im Wasser. Die Salzwasservereine werden nur von Algen gebildet, die hier ihre höchste und reichste Entwicklung erreichen, in vier Farben (blaugrün, rein grün, braun und rot) und mit einem außerordentlichen Formenreichtum auftreten. Die Süßwasservereine sind viel ärmer und bestehen teils aus Algen (fast allein Chlorophyceen, Cyanophyceen und Diatomeen), teils aus Moosen (*Fontinalis*, *Dichelyma*, *Cinclidotus* u. a.), teils aus Blütenpflanzen, nämlich aus Podostemaceen. Zwischen diesen und jenen Vereinen besteht ein durchgreifender floristischer Unterschied; es scheinen jedoch nicht so große biologische Unterschiede aufzutreten, daß die Vereine nicht gut in eine Vereinsklasse verbunden werden könnten, die mit Rücksicht auf den ans Meer gebundenen, zahlreichsten und kräftigsten Teil der Klasse (die Meeresalgen) Nereïden-Vereinsklasse genannt sei.

Die chemische Natur des Bodens spielt eine gewisse Rolle, soweit man weiß nur eine geringe, und es handelt sich gewiß nur um das Vorkommen von Kalk; einzelne Algen gedeihen nur in Kalk, den sie mit hyphenähnlichen Fäden durchbohren oder worauf sie Erosionsfurchen bilden (Flahault, Huber, Lagerheim, Cohn, II); die meisten anderen wachsen gleich gut auf Steinen wie z. B. auf Pfählen, Tierschalen oder auf anderen Algen. Auch die Neigung, die Beleuchtung etc. des Bodens spielen bei der Natur der Vegetation eine Rolle.

Anpassung zeigt sich namentlich in folgendem:

1. Die Festigkeit des Bodens macht Haftorgane (Hapteren, Hafthaare, crampons französischer Autoren) notwendig, die bei den Algen bisweilen »Wurzeln« genannt werden (z. B. von Strömfelt). Sie treten wesentlich in 2 Typen auf: als kreisrunde Scheiben (z. B. bei *Fucus vesiculosus*, *Laminaria solidungula*), oder sie sind finger- bis fast korallenförmig verzweigt (*Laminaria saccharina* u. a. A., *Agarum Turneri*); auch die Rhizoidenbüschel von *Fontinalis* und anderer Wassermoose gehören am ehesten hierher. Die Anpassungsmittel zum Festhalten hat namentlich Wille (I) behandelt.

Anatomisch betrachtet haben die Haftorgane in einigen Fällen den Bau von Wurzelhaaren, in anderen Fällen sind sie solide, vielzellige Körper. Die festeste Anheftung haben krustenartige Algen, wie *Lithothamnium*, *Lithophyllum*, *Hildenbrandtia*, *Lithoderma* u. a., die den Stein in Krusten überziehen. Eine besondere Stellung nehmen

Diatomeen und Desmidiaceen ein, die mit Schleim auf anderen Körpern sitzen.

2. Kriechende (wandernde) lithophile Arten sind selten, finden sich aber unter den Florideen und besonders unter den Podostemaceen (kriechende Wurzeln). Diese stimmen in der Anheftungsart mit den Algen überein (die Wurzeln spielen nur indirekt, als Träger von Haftorganen, beim Festheften eine Rolle) und haben keine besonderen Organe zur Nahrungsaufnahme.

3. Intercellulare Räume fehlen ganz oder sind jedenfalls sehr klein und kaum lufthaltig (Ausnahmen sind die über das Wasser gehobenen Blütenstände der Podostemaceen und ferner die Schwimmapparate gewisser in der litoralen Region oder in niedrigem Wasser lebenden Algen, z. B. von *Fucus vesiculosus*, *Halidrys siliquosus*, *Ascophyllum nodosum*). Durch dieses Merkmal tritt die lithophile Vegetation in scharfen Gegensatz zu jeder anderen Wasservegetation. Der Grund ist vermutlich der, daß alle Pflanzen jener Vegetation in bewegtem Wasser leben, wo ihnen reichlich Luft zugeführt wird; die Standorte der Podostemaceen sind meistens Wasserfälle.

4. Der Mangel der Spaltöffnungen, der verholzten Elemente und der Gefäße (oder diese sind doch sehr stark reduziert), die Bildung von assimilierenden Chromatophoren in der äußersten Zellschicht etc. sind allgemeine, auch hier vorkommende Hydrophytenmerkmale. Das Assimilationsgewebe reicht bis zur Oberfläche; viele Algen haben überdies (nach Wille) ein inneres Assimilationsgewebe, das die durch Atmung in den inneren Geweben gebildete Kohlensäure verarbeitet.

5. Zugfeste Konstruktionen entstehen durch mechanisches Gewebe, meist durch kollenchymatisches, auf verschiedene Weise (Wille, I).

6. Ausscheidung von kohlensaurem Kalk in den Zellwänden kommt bei einem Teile der Algen vor, und hiermit müssen die Kieselkörper der Podostemaceen zusammengestellt werden. Sie spielt jedenfalls bei einigen eine mechanische Rolle und scheint in anderen Fällen zur Verlängerung des Lebens zu dienen; gewisse inkrustierte Algen sind mehrjährig, während ihre nicht inkrustierten Verwandten einjährig sind (Wille).

7. Starke Schleimbildung findet sich bei vielen Pflanzen, besonders bei solchen, die in der litoralen Region wachsen, und dient

vielleicht als Schutz gegen Verdunstung während der Ebbe (S. 127).

Die Pflanzenformen sind überaus verschieden und können bei weitem nicht alle mit den Umgebungen in Anpassungseinklang gebracht werden. Es giebt einerseits krustenförmige, sowohl Algen als Podostemaceen (hierunter z. B. *Erythrolichen*, *Lawia*, *Hydrobryum*), die für den Aufenthalt in stark bewegtem Wasser besonders geeignet sind; aber viele krustenförmige Algen wachsen, wie angeführt, in tiefem und daher wenig bewegtem Wasser; es giebt Arten, sowohl von Algen als von Podostemaceen, die den Kiemen analog gebaut, d. h. in haarfeine Zipfel aufgelöst sind, wodurch die Oberfläche viel größer und die Assimilationsthätigkeit gesteigert wird; es giebt Arten mit Moosform, teils echte Moose (*Fontinalis* u. a.), teils Podostemaceen (*Tristicha hypnoides*, *Mniopsis*-Arten, *Podostemon*-Arten); es giebt Arten mit fadenförmigen, unverzweigten Körpern, die sich in dem Wasser wellenförmig bewegen, z. B. *Chorda filum*, viele Süßwasseralgen und die Podostemacee *Dicraea elongata*; ferner Arten mit blattförmigen Körpern, z. B. *Laminaria*, *Ulva*, *Monostroma* und Arten der Podostemaceen *Marathrum*, *Oenone* und *Mourera*, u. a. Körperformen. Besonders muß der Parallelismus zwischen den Formen der Meeresalgen und der Podostemaceen hervorgehoben werden, der darauf hindeutet, daß die Formen Anpassungsformen sind.

Es wäre vielleicht am natürlichsten, diese Vereinsklasse nach den großen (jedoch meist floristischen) Unterschieden in zwei zu teilen, in die Süßwasser- und die Salzwasservereine; aber vorläufig werden die Vereine hier zu einer Klasse gestellt.

Die Süsswasservereine sind, wie angeführt, arm an Arten, Individuen und Formen. Die Algen treten gegen die des Meeres sowohl an Kräftigkeit als an Formenreichtum weit zurück; sie sind fast alle Chlorophyceen und Cyanophyceen; ferner finden sich außer Diatomeen nur sehr wenige Phaeophyceen (z. B. *Pleurocladia lacustris*) und Florideen (z. B. *Lemanea*) vor. Die Podostemaceen sind ungefähr auf die Tropen von Amerika, Afrika und Ostindien beschränkt, wo sie sich immer in stark strömendem Wasser, namentlich in Wasserfällen, finden. Die Artenzahl dieser höchst merkwürdigen Familie erreicht nur etwa 100. — Viel kräftiger und zugleich viel bekannter ist die Salzwasservegetation.

Die Meeresalgenvereine verdienen eine besondere Erwähnung.

Floristisch bestehen zwischen den verschiedenen Meeren große Unterschiede; aber auch an den einzelnen Küsten giebt es geographische Verhältnisse, die auf dem abweichenden Haushalte der verschiedenen Arten beruhen, der hier besprochen werden muß.

Die ökologischen Unterschiede hängen besonders von Verschiedenheiten in der Wärme, dem Salzgehalte, der Bewegung und der Beleuchtung des Wassers wie auch vom Schwanken dieser Verhältnisse ab.

Der Wärmegrad des Meerwassers ist wichtig. Die kräftigsten Tangwälder werden in den kältesten Meeren entwickelt (Eismeer, nördlicher atlantischer Ozean, Küsten des Feuerlandes, Südspitze von Afrika). In den genannten südlichen Meeren finden sich Individuen von mehreren Hundert Fuß Länge (*Macrocystis, Durvillea, Lessonia*); in den nördlichen erreichen *Laminaria*-Arten eine sehr bedeutende Größe. In den tropischen Meeren sind die Arten durchgehends kleiner. Im nördlichen Eismeere kann die mittlere Temperatur des Wassers in der Tiefe, wo die reichste Vegetation auftritt, zu keiner Jahreszeit über 0° C. betragen (Kjellman).

Auch die Entwicklungsphasen der Arten werden (nach Rosenvinge) von den Jahreszeiten stark beeinflusst, und mehrere Arten sehen zu verschiedener Zeit höchst abweichend aus. Einige sind einjährig (z. B. *Chorda tomentosa*), von anderen überwintern größere oder kleinere Teile, z. B. die Haftorgane oder die unteren Teile des Thallus; *Rhodomela subfusca* trägt in der Ostsee im April bis Mai ein reich verzweigtes Sproßsystem mit Fortpflanzungsorganen, die später abgeworfen werden. *Desmarestia aculeata* sieht gleichfalls zu verschiedenen Jahreszeiten sehr abweichend aus. Einige (z. B. *Wormskioldia sanguinea*) fruktifizieren nur im Winter. Das kältere Wasser ist, wie früher angeführt, reicher an Sauerstoff und an Kohlensäure als das wärmere und bietet daher kräftigere Nahrung (S. 124). Kjellmans bemerkenswerte Aufklärungen über das Algenleben in hochnordischen Meeren wurden S. 21 erwähnt.

Der Salzgehalt des Wassers ist der zweite äußerst wichtige Faktor, der in die Zusammensetzung und das Gepräge der Vegetation eingreift. Je weiter wir von der Nordsee zur Ostsee vordringen, desto süßer wird das Wasser (S. 124), und desto ärmer und verkrüppelter wird im ganzen die Vegetation. Das sibirische Eismeer ist gleichfalls artenarm, teils weil der Boden großenteils Sand oder

Thon ist, teils wohl auch wegen des vielen aus Sibirien kommenden Süßwassers.

Gegen Schwankungen in dem Salzgehalt und der Wärme sind viele Arten sehr empfindlich. Einige Arten können eine geringe Verminderung des Salzgehaltes nicht ertragen, andere können sich nach den Verhältnissen einrichten.

Die Bewegung des Wassers und demzufolge die größere Frische (Sauerstoffreichtum) und die größere Nahrungszufuhr greifen ebenfalls in die Verteilung ein; vgl. z. B. Hansteens Untersuchungen über die Flora außerhalb und innerhalb der norwegischen Schären.

Hedwig Lovén untersuchte die Luft in den Luftblasen der Algen und die Atmung der Algen und kam unter anderem zu folgenden Ergebnissen: Die Luft in den Fucaceenblasen hat eine andere Zusammensetzung als die Luft im Wasser; die Sauerstoffmenge ist mittags am größten, nachts am kleinsten. Die Algen können jede Spur Sauerstoff des Wassers absorbieren, aber ziemlich lange in ganz sauerstofffreiem Wasser leben und in diesem bedeutende Mengen von Kohlensäure ausscheiden. Fehlt im Wasser Sauerstoff, so können sie den Sauerstoff in den Blasen vollständig verbrauchen.

Das Licht ist der fünfte sehr wichtige Faktor. Erstens hat die Lichtstärke Bedeutung; die Grünalgen sind die am meisten lichtliebenden Algen, und dieses ist nach Kjellman vielleicht ein Grund, weshalb sie im nördlichen Eismeere verkrüppelt und in gegeringer Zahl vorkommen (an den Felsenküsten Grönlands sind sie jedoch üppig entwickelt). Je weiter man in die Tiefe hinabdringt, desto mehr Licht wird absorbiert, desto weniger werden die Arten, und zuletzt hören sie ganz auf. Der verschiedene Lichtbedarf der Algen verteilt sie nach den Tiefenzonen.

Die Lichtfarbe verändert sich (S. 122) mit der Tiefe, und damit stehen die Farben der Algen im Einklange, was der Einteilung in Zonen zu Grunde gelegt worden ist. Lyngbye (1836) hat die Zonen der Ulvaceen, der Florideen und der Laminariaceen; Agardh (1836) und Örsted (1844) haben die Regionen der Grünalgen, der Braunalgen und der Rotalgen aufgestellt.

Kjellman hat in neuerer Zeit folgende, nun in den Grundzügen allgemein angenommene Einteilung gegeben. 1) Die litorale Region, zwischen der höchsten Flut und der niedrigsten Ebbe, mit vielen Grünalgen, Braunalgen und einzelnen Rotalgen; zur Zeit der

Ebbe liegen sie bloß; viele können fast amphibisch genannt werden und an sonnigen, schattenlosen Tagen stark eintrocknen. 2) Die sublitorale Region, unterhalb der niedrigsten Ebbe bis 20 Faden (40 m) Tiefe; alle Farben sind vertreten, aber die Grünalgen hören auf, und die Rotalgen werden nach der Tiefe zu zahlreicher. 3) Die elitorale Region geht unterhalb der vorigen soweit wie das Licht hinab und ist sowohl an Arten als an Individuen ärmer; diese werden kleiner und verkrüppelt, was schon Lyngbye bekannt war.

Hansteen heißt diese Einteilung gut; aber Reinke will die Regionen 1 und 2 nach Studien in der Ostsee je in zwei Unterabteilungen zerlegen; die Region 3 fehlt in der Ostsee. Bei 4 m Tiefe haben viele Arten im großen und ganzen ihre untere Grenze.

Von den Haarbildungen der Algen sind einige assimilierend (z. B. bei *Desmarestia aculeata*, *Chorda tomentosa*), andere farblos (besonders bei den Rotalgen). Diese werden stärker entwickelt, wenn das Licht stärker ist, und Berthold hat die kaum richtige Meinung ausgesprochen, daß sie die Aufgabe hätten, die Beleuchtung zu regulieren; sie sind wohl am ehesten Atmungsorgane (S. 127).

Die genannten Faktoren beeinflussen die Vegetation sowohl im großen als im kleinen und tragen, vermutlich mit anderen Faktoren (z. B. mit der Art des Bodens), dazu bei, auch im kleinen eine Menge geographischer Unterschiede, eine Menge Bestände hervorzurufen, deren Gepräge hauptsächlich einer Art oder einigen wenigen Arten, die die Hauptmasse bilden, sein Dasein verdankt (Kjellman, I; Hansteen). In den großen Gesellschaften mächtiger Algen, z. B. zwischen den *Laminaria*-Stielen, finden viele schwächere Formen einen günstigen Platz.

Da die angeführten Faktoren zu verschiedenen Jahreszeiten mit ungleicher Stärke wirken, entstehen auch zeitliche Unterschiede in der Entwicklung der Ernährungs- und der Fortpflanzungsorgane. Jede Art der Meeresalgen scheint ihre bestimmte Entwicklungszeit zu haben, die z. B. unter verschiedenen Breitengraden verschieden sein kann: Arten, die bei uns mit dem Beginne des Sommers verschwinden, können im Eismeere den ganzen Sommer fortdauern (Rosenvinge). In unseren Meeren weicht die sommerliche Algenvegetation von der winterlichen stark ab (Kjellman, Rosenvinge), und selbst unter der südlichen Breite Neapels beobachtet man dasselbe (Berthold). Hier sind Beleuchtung und Wellenschlag entscheidend,

aber unter höheren Breiten spielt gewiß die Wärme eine größere Rolle.

Die eigentümliche Pflanzengruppe der Diatomeen verdient besonders hervorgehoben zu werden, weil ihre Formenverhältnisse von allen anderen abweichen, zu denen der Grunddiatomeen und zu biologisch verschiedenen Typen gehören: es giebt frei bewegliche, die auf der Unterlage (Steinen, anderen Algen) umherkriechen, und gestielte, unbewegliche Formen, die besonders die Randzonen der Salzgewässer bewohnen, sich leicht losreißen und dann mit dem Plankton vermischen können (Schütt); vgl. S. 132.

Feuchte Felsen können sowohl am Meere als im Lande eine Vegetation tragen, die eine Übergangsform zwischen der untergetauchten Felsenvegetation und der Landvegetation bildet. Im Binnenlande hängen die Nereïdenvereine von großer Luftfeuchtigkeit und hinabsickerndem Wasser ab und entwickeln sich daher reichlich nur an Wasserfällen, deren Schaum und Gischt beständig die Felsen benetzt, und in Gegenden mit großen und über das ganze Jahr verteilten Niederschlägen (z. B. auf Java). Auf Felsen, die von Süßwasser benetzt werden, kann sich ein schwammiger, filziger Teppich von Algen, Moosen, Farnen und anderen Kräutern bilden, ja sogar kleine Sträucher, die beständig sehr naß sind oder von Wasser triefen, können sich einfinden. An Felsenküsten kann der Gischt der Brandung bisweilen besonders hoch hinaufreichen, und an solchen Orten können Meeresalgen (*Ulothrix*, *Enteromorpha* u. a.) weit über dem höchsten Wasserstande vorkommen (Rosenvinge). Der Haushalt dieser Vereine ist jedoch kaum wesentlich von dem der im Wasser lebenden verschieden, obgleich die betreffenden Arten besonders ausgerüstet sein müssen, um größere Trockenheit als die untergetauchten auszuhalten.

9. Kap. Die Vereine der Wasserpflanzen auf losem Boden (Klassen 6—8; Kap. 10—12).

Der Bau des Bodens ist der S. 41 erwähnte, aber die Poren sind mit Wasser erfüllt, und die Luft ist sicher in äußerst geringer Menge vorhanden, wenn sie überhaupt vorkommt. Hieraus ergeben sich mehrere Abweichungen von der lithophilen Vegetation, namentlich folgende.

1. Wurzeln oder Organe, die sich wurzelartig im Boden

verzweigen, dienen zur Befestigung der Pflanze und zur Nahrungsaufnahme; andere besondere Haftorgane fehlen. Die Wurzeln erreichen jedoch, wie bei den Wasserpflanzen im allgemeinen, nicht die Ausdehnung und die Verzweigung wie bei den Landpflanzen, und einigen fehlen Wurzelhaare (z. B. bei *Hippuris*, abgesehen vom Wurzelhalse und bei *Elodea*); vgl. S. 126.

2. Wagerechte auf oder meist in dem Boden wachsende Rhizome oder mit solchen analoge Teile (z. B. bei der Alge *Caulerpa*) sind sehr verbreitet, woraus eine gesellige, dichte, an Individuen reiche Vegetation hervorgeht (z. B. »Wiesen« von Seegräsern wie *Zostera*). Dieser Wuchs steht in deutlichem Einklange mit der losen Bodenbeschaffenheit (S. 44).

3. Die den Wasserpflanzen eigentümlichen großen, mit Luft erfüllten Intercellularräume unterstützen alle im Wasser untergetauchten Organe bei der Atmung. Außerdem werden diese Lufträume für die Atmung der Wurzeln und der Rhizome, die im Boden leben, notwendig sein, weil jeder unter Wasser stehende Boden ungefähr die möglichst dichte Lagerung seiner Teilchen hat und weil die Wurzeln und die Rhizome gewiß in einem an Sauerstoff sehr armen Boden leben, da dessen Poren ganz mit Wasser erfüllt sein werden, das nicht leicht erneuert wird.

Die Beschaffenheit des Bodens kann zwischen reinem Sande, der meist Quarzsand, in den Tropen auch Korallensand ist, und je nach der Stärke der Wellenbewegung mehr oder weniger kleine Steine oder Schalen von Meerestieren beigemischt enthalten kann, Thon und Schlamm (S. 71) wechseln. Diese Unterschiede spielen sicher nur eine geringe floristische Rolle (nach Wille ist Schalenboden durch besondere Algengesellschaften, z. B. durch *Tilopteridaceen*, ausgezeichnet), aber kaum eine anatomische oder eine morphologische Rolle. Hierüber weiß man im übrigen noch nichts Sicheres.

Die Bewegung des Wassers hingegen hat eine große gestaltende und floristische Bedeutung.

Noch weit größere Bedeutung hat der Salzgehalt des Wassers. Die Vegetation des Meeres ist in den Formenverhältnissen und offenbar auch ökologisch von der des Süßwassers sehr verschieden. Im Gegensatze zu der Steinbodenvegetation haben sehr wenige Algen, sondern vorzugsweise Phanerogamen in losem Boden

ihre Heimat. Es wird daher am richtigsten sein, die Wasserpflanzenvereine des losen Bodens in folgende Vereinsklassen zu teilen: in die Seegrasvegetation oder Enalidenvereine und in die Süßwasservegetation, deren es mehrere Klassen giebt.

10. Kap. Enaliden-Vereinsklasse (Seegrasvegetation).

Von Algen finden sich hier sehr wenige, in den tropischen Meeren z. B. *Caulerpa*-Arten und *Penicillus*, und in unseren Gewässern (jedoch zunächst in Brackwasser) Characeen, die alle haarförmige, wurzelähnliche Organe in den Boden hinabsenden. Die auf zufällig vorkommenden losen Steinen festsitzenden Algen sind hier natürlich nicht heimisch. Die Blütenpflanzen überwiegen an Anzahl und an Kräftigkeit, obgleich die Artenzahl gering ist (27); sie gehören nur zu 2 Familien: Potamogetonaceen (*Zostera, Phyllospadix, Cymodocea, Halodule, Althenia*, ferner in Brackwasser *Ruppia* und *Zannichellia*) und Hydrocharitaceen (*Halophila, Enalus, Thalassia*).

Formenverhältnisse. Obwohl zu zwei verschiedenen Familien gehörig, sind die Seegräserarten einander im Äußeren so ähnlich, daß man sterile Individuen oft verwechselt hat. Die typische Form wird durch *Zostera* gut dargestellt; alle sind wie diese untergetaucht; echte Schwimmblätter fehlen, was wohl damit im Einklange steht, daß die Wellenbewegung stark ist; die Blätter sind bandförmig, an der Spitze abgerundet, ganzrandig. Diese Blattform (das Bandblatt) steht mit den Strömungen des Wassers im Einklange und kommt unter ähnlichen Verhältnissen bei den Arten des süßen Wassers vor. Die Breite des bandförmigen Blattes richtet sich bei *Z. marina* deutlich nach der Wassertiefe; je seichter das Wasser ist, desto schmäler ist das Blatt (forma *angustifolia*); in tieferem Wasser werden die Pflanzen kräftiger und breitblättriger.

Infolge der weit umherkriechenden Rhizome treten geselliger Wuchs und die weit, oft meilenweit ausgedehnten, dichten, grasgrünen »unterseeischen Wiesen« auf. Die Blüten sind sehr reduziert und unansehnlich; das Blühen geht auf oder unter Wasser und mit dessen Hilfe vor sich; daher sind die Pollenkörner bei einigen unter Wasser blühenden Arten fadenförmig (*Zostera, Cymodocea*) oder in lange Ketten vereinigt (*Halophila*; vgl. z. B. Holm, I), offenbar, um von der langen Narbe leichter aufgefangen werden zu können, wenn sie

die Dichte des Wassers haben und von der Wasserströmung umhergeführt werden. Die Stiele der weiblichen Blüten sind lang und schraubenförmig und ziehen sich bei einigen vorhin genannten Pflanzen (*Enalus, Ruppia spiralis*) nach der Bestäubung zusammen.

G e o g r a p h i s c h e V e r b r e i t u n g. In den Eismeeren scheint diese Vegetation fast zu fehlen, vielleicht weil das Eis ihre Entwicklung nicht zulässt. Im übrigen können mehrere Seegrasfloren unterschieden werden (Ascherson). In unseren Meeren kommen besonders *Zostera marina* und *Z. nana*, im Mittelmeere außerdem *Cymodocea nodosa* und *Posidonia oceanica* vor. Das Seegras bildet längs den Küsten eine Zone von geringer Tiefe; in unseren Meeren ist die untere Grenze etwa bei 14 m; sie hängt natürlich von der Lichtstärke, also von der Klarheit des Wassers ab. Das Seegras spielt in der Biologie des Meeres eine bedeutende Rolle (Eierlegen der Fische; *Thalassia testudinum* dient Schildkröten zur Nahrung).

Zostera marina fordert einen in gewissem Grade geschützten Boden. Andere Pflanzen sind teils an die »Wiesen« dieser Art gebunden, z. B. gewisse Algen, wovon einige auf den Blättern, andere zwischen den Rhizomen wachsen (*Phyllophora Brodiaei*, *Ph. Bangii*, *Cladophora gracilis*, *Fastigiaria furcellata* u. a. nach Rosenvinge). In den Watten von Schleswig finden sich auch Cyanophyceen zwischen den *Zostera*-Pflanzen (Warming). In den dänischen Meeren und der westlichen Ostsee bildet sich gewöhnlich in der Nähe des Landes eine Strandzone von *Ruppia* und in etwas tieferem Wasser eine *Zostera*-Zone.

Die B r a c k w a s s e r v e g e t a t i o n vieler Küsten schließt sich an die behandelte Vegetation eng an und hat teilweise andere, zartere Arten und andere Gattungen, die sich in der reicher ausgebildeten Süßwasservegetation wiederfinden (*Zannichellia*, *Batrachium*, *Characeae*, *Naias*, *Potamogeton pectinatus*, *Myriophyllum*). Mehrere dieser Arten gedeihen nur in niedrigem Wasser (höchstens in 2 m Tiefe).

11. Kap. Limnäen-Vereinsklasse.

Zu dieser Klasse gehören alle auf l o s e m (sandigem, thonigem, schlammigem) Boden, in S ü ß w a s s e r, besonders in ruhigem, wachsenden Vereine, deren Individuen entweder ganz untergetaucht sind oder höchstens Schwimmblätter haben (die Blüten hingegen werden

fast immer über das Wasser gehoben). Dadurch unterscheiden sie sich von der Sumpfvegetation, deren Assimilationsorgane größtenteils über das Wasser gehoben werden. Aber scharfe Grenzen lassen sich zwischen diesen Vereinsklassen nicht ziehen.

Die Flora wird gebildet:

1. von Grünalgen, namentlich von Characeen, die sich besonders auf Mergelboden finden, den sie oft mit einem dichten, eigentümlich riechenden Teppich überziehen,

2. von Moosen (*Hypnum*-Arten),

3. Pteridophyten: Wasserfarnen (*Marsilia*, *Pilularia*) und Lycopodinen (*Isoëtes*),

4. Blütenpflanzen: Wie im Meere kommen Potamogetonaceae, aber in größerer Artenzahl, vor, ferner teilweise Hydrocharitaceae (*Elodea*, *Vallisneria*, *Hydrilla*), außerdem viele Dikotyledonen (*Ranunculus*, *Callitriche*, *Subularia*, *Elatine*, *Limosella*, Nymphaeaceae u. a.),

5. von Epiphyten; als solche treten viele Diatomeen, Chlorophyceen und Cyanophyceen auf und sind oft in Schleim eingehüllt.

Die Formenmannigfaltigkeit ist im Gegensatze zu der entsprechenden Salzwasservegetation außerordentlich groß, was sicher durch den größeren Wechsel in den Lebensbedingungen erklärt werden muß, namentlich dadurch, daß es sowohl stark strömendes als sehr oft ganz ruhiges Wasser giebt, während das Meer keine so große Ruhe darbietet und seine Wasserbewegungen vorzugsweise die eigentümliche Form des Wellenschlages haben. Ein Hauptunterschied ist demnach der, daß nicht nur ganz untergetauchte Typen, sondern auch Arten mit Schwimmblättern oder mit Sprossen, die auf dem Wasser schwimmen, vorkommen.

Der Sproßbau ist sehr verschieden. Die allermeisten haben im Einklange mit dem losen Boden Wanderrhizome und daher geselligen Wuchs (z. B. *Potamogeton*, *Hippuris*, *Nymphaea* und *Nuphar* mit unterirdischen, *Myriophyllum*, *Ranunculus*, *Callitriche* u. a. mit oberirdischen wagerechten Stengeln); andere wurzeln ihre rosettenblättrigen Sprosse durch lange Ausläufer in gewissen Abständen von der Mutterpflanze fest (z. B. *Litorella*, *Vallisneria*). Alle solchen Arten können auf dem Seeboden dichte Bestände bilden, die reich an Individuen, aber arm an Arten sind. Eine kleinere Zahl von Arten hat senkrechte, kurzgliedrige Rhizome mit Laubblattrosetten,

ohne solche Wanderungsmittel; ihre Individuen stehen dann mehr einzeln (*Isoëtes*).

Endlich giebt es eine geringe Anzahl einjährige Arten, die nur dann gesellig wachsen können, wenn zahlreiche Samen über denselben Boden ausgesäet worden sind (*Subularia*, *Naias*, *Trapa*).

Es giebt folgende drei wesentlich verschiedene Formen von Assimilationssprossen.

A. Die Sprosse sind senkrecht, unverzweigt und kurzgliedrig, die Blätter rosettenständig, sitzend und meist untergetaucht (*Vallisneria* mit bandförmigen Blättern, *Isoëtes*, *Lobelia Dortmanna* und *Litorella lacustris* mit mehr stielrunden).

B. Die Sprosse sind entweder wie bei A, oder wagerecht, die Blätter jedoch langgestielte Schwimmblätter (Nymphaeaceae).

C. Die Sprosse sind aufrecht, gestrecktgliedrig, dünnstengelig und verzweigt; Haupt- und Seitensprosse haben in der Regel gleiche Dicke (kein Dickenwachstum), ganz wie bei gewissen im 6. Kap. behandelten Pflanzen. Die oft sehr langen und dünnen Sprosse sind sehr biegsam und fähig, der Wasserbewegung nachzugeben. Die Länge hängt von der Tiefe und der Strömung des Wassers ab. Die Landformen derselben Arten haben kürzere Internodien. Diese Sprosse sind von zweierlei Art:

a) ganz untergetaucht, z. B. bei *Potamogeton pectinatus*, *P. lucens* u. a. Arten, *Ranunculus Baudotii*, *Zannichellia*, *Callitriche autumnalis*, *Elodea*. Die Blätter sind linealisch oder länglich und bei einigen sehr fein geteilt.

b) Oder die Sprosse haben außer den untergetauchten Blättern auch Schwimmblätter, die auf dem kurzgliedrigen Sprossende rosettenförmig vereinigt sein können und gewöhnlich ziemlich kurzgestielt sind; Beispiele: *Callitriche verna*, *Trapa*, *Ranunculus-(Batrachium-)* Arten, *Potamogeton natans*, *Elisma natans*.

Die Abhängigkeit der Blattform (und teilweise die des Sprosses) von dem Medium tritt hier besonders augenfällig hervor. Es giebt fünf Hauptformen von Blättern: das Schwimmblatt und vier untergetauchte Formen, die man in zwei Gruppen vereinigen könnte, einerseits die hauptsächlich bei Dikotylen vorkommenden sehr fein zerteilten, anderseits die wesentlich langen und linealischen Blätter (Litteratur: vgl. Schenck).

1. Das Schwimmblatt begegnete uns schon bei den Hydro-

charitenvereinen (6. Kap.). Es tritt auch hier bei *Nymphaea*, *Nuphar*, *Cabomba* u. a. Nymphaeaceen, *Limnanthemum*, *Hydrocleis*, *Elisma*, *Ranunculus*, *Trapa*, *Callitriche*, *Potamogeton* (*natans* u. a.), *Polygonum* (*amphibium*) u. a. Gattungen mit derselben allgemeinen Form auf: es ist breit (kreis-, ei-, herz-, nierenförmig, rhombisch oder elliptisch), ungeteilt und ganzrandig, selten eingeschnitten (z. B. bei *Trapa*, *Ranunculus*), ferner recht dick und fest (lederartig), hat bisweilen einen mechanisch verstärkten Rand und ist vorzüglich geeignet, auf dem Wasser zu schwimmen und den Wasserbewegungen zu widerstehen; die riesigen Schwimmblätter von *Victoria regia*, *Euryale ferox* und ähnl. werden außerdem durch mächtige Rippen auf der Blattunterseite gekräftigt. Die Spaltöffnungen finden sich nur oder überwiegend auf der Oberseite, deren Epidermis kein Chlorophyll enthält, und werden gegen die Verstopfung mit Wasser dadurch geschützt, daß die Blattoberseite das Wasser nicht annimmt (wegen der sehr fetthaltigen Kutikula oder wegen Wachs). Hiermit geht einher, daß die Oberseite oft stark glänzend ist.

Die Spreite des Laubblattes ist dorsiventral gebaut und hat das Palissadengewebe auf der Oberseite. Die Unterseite ist oft durch Anthocyan dunkelrot, dessen Nutzen nicht mit Sicherheit bekannt ist. Stacheln auf der Unterseite der Spreite und auf dem Stiele haben *Victoria* und *Euryale*.

Die Länge des Stieles richtet sich nach der Wassertiefe; wenn die Spreite mit der Luft in Berührung ist, wird sein Wachstum gehemmt. Bei den gestrecktgliedrigen Sprossen werden zugleich die Internodien gehemmt, z. B. bei *Trapa*, *Callitriche*; das Längenverhältnis zwischen den Stielen der Schwimmblätter und die Stellung der Schwimmblätter sind bei solchen Arten so, daß alle Spreiten auf dem Wasser Platz finden. Frank hat die Meinung aufgestellt, daß der Druck der höher liegenden Wassersäule das Wachstum des Stieles befördere; Versuche anderer haben ergeben, daß die Berührung mit der Luft und die größere Lichtmenge die Form des Schwimmblattes hervorrufen.

Die untergetauchten Blätter weichen von den Schwimmblättern anatomisch bedeutend ab (besonders in der Epidermis und dem Chlorophyllgewebe).

2. Das Bandblatt, das bei den Seegräsern allgemein vorkommt, ist hier seltener (*Vallisneria*, *Potamogeton*-Arten). Daß es

an tiefere oder an strömende Gewässer (beide scheinen auf dieselbe Weise zu wirken) angepasst ist und durch sie hervorgerufen wird, sieht man z. B. bei gewissen Sumpfpflanzen wie *Alisma Plantago*, *Sagittaria sagittifolia*, *Echinodorus ranunculoides*, wenn sie gezwungen werden, sich in solchem Wasser zu entwickeln. Ähnliche Blattformen trifft man unter denselben Verhältnissen bei *Potamogeton natans* (1/2 m lange Stromblätter) und *Scirpus lacuster*.

3. Das schmal linealische, kurze, flache, sitzende, ungeteilte Blatt findet sich häufig bei *Elodea*, *Potamogeton densus*, *obtusifolius*, *pusillus*, *marinus* u. a. Arten, *Hippuris*, *Zannichellia*, *Callitriche autumnalis* u. a. Arten, *Naias*. Hierher gehören auch die Wassermoose. Breitere Blattformen finden sich bei anderen *Potamogeton*-Arten.

4. Das linealische, ungeteilte, ganzrandige, sitzende, stielrunde Röhrenblatt kommt bei *Pilularia*, *Isoëtes*, *Lobelia Dortmanna*, *Litorella lacustris* vor, die meist kurzstengelige Pflanzen sind. *Subularia* und die Characeen können hier am nächsten angeschlossen werden.

Daß diese beiden, ziemlich übereinstimmenden Blattformen gleichfalls, jedenfalls teilweise, durch die Einwirkung des Wassers hervorgerufen werden, beobachtet man bei Arten, die sowohl Land- als Wasserformen haben, z. B. bei *Hippuris vulgaris*, *Elatine Alsinastrum*, *Isoëtes lacustris*, *Pilularia* u. a.; die Wasserblätter sind viel länger und schlaffer als die Luftblätter.

5. Das in fadenförmige oder in linealische Abschnitte geteilte Blatt (analog den Kiemen der Fische) ist sehr verbreitet (*Myriophyllum*, *Helosciadium inundatum*, *Ranunculus*, *Cabomba*) und findet sich auch bei mehreren Sumpfpflanzen, wenn sie in tieferem Wasser wachsen, z. B. bei *Oenanthe Phellandrium*, *Oen. fistulosum*, *Sium latifolium*. In seine Nähe kann das ungewöhnliche, durchlöcherte Blatt von *Ouvirandra fenestralis* gestellt werden. Daß die Tiefe der Einschnitte und die Feinheit der Abschnitte durch den Einfluß des Mediums hervorgerufen werden (Tiefe des Wassers, Stärke der Strömung u. a.), geht aus vielen Beobachtungen hervor; wenn die Sprosse die Wasseroberfläche erreichen, erscheinen Schwimmblätter (Beisp. *Ranunculus*), oder Blätter mit kürzeren, breiteren, dickeren Abschnitten, besonders wenn die Sprosse das Wasser überragen (Beisp. *Myriophyllum*). Der physiologische

Grund für diese Verschiedenheit muß vermutlich besonders in der durch das gedämpfte Licht veranlassten größeren Streckung und in dem Ausschlusse der Transpiration gesucht werden. Die fein geteilten Blätter passen gut zu dem Medium, indem ihre Oberfläche größer geworden und dadurch die Nahrungsaufnahme, vermutlich auch die Lichtwirkung begünstigt worden ist. Die Wasserbewegungen lassen kaum größere Flächen zu.

Die Fortpflanzung. Die Fortpflanzung der Kryptogamen geht bekanntlich im Wasser vor sich. Von den Blütenpflanzen hingegen heben fast alle ihre Blüten über das Wasser empor; einige suchen die Hilfe von Insekten zur Bestäubung (*Hottonia*, *Nymphaeaceae* etc.), andere die des Windes oder des Wassers oder haben Selbstbestäubung (*Hippuris*, *Myriophyllum*, *Potamogeton* u. a.). Mit Hilfe des Wassers wird der Pollen z. B. bei *Zannichellia*, *Callitriche* und *Naias* übergeführt; kleistogam blühen unter Wasser *Subularia aquatica*, *Limosella aquatica*, *Euryale ferox*, *Elisma natans*, *Ranunculus*. Ein besonderes Verhältnis (parallel mit dem von *Ruppia*) zeigt *Vallisneria* (die kleinen männlichen Blüten reißen sich los, schwimmen auf der Wasseroberfläche umher und bestäuben hier die Narben der auf dem Wasser ruhenden weiblichen Blüten); ihr steht *Elodea* am nächsten.

Nach der Bestäubung werden viele Früchte unter das Wasser gezogen oder gebogen und reifen hier (Beisp. *Trapa*, *Ranunculus*). Die Samenverbreitung findet oft durch besondere, zu dem Medium passende Mittel statt: die Samen oder die Früchte sind wegen eines eigentümlichen Baues leichter als das Wasser, werden von diesem getragen und nach anderen Standorten fortgeführt (Ravn).

Vegetative Vermehrung ist wie bei allen Wasserpflanzen sehr verbreitet, geht leicht durch einfaches Losreißen von Sproßteilen vor sich und hat eine große biologische Bedeutung; einige Arten werden sogar fast apogam. *Calla palustris* hat besondere, sich leicht losreißende Knospen. Die schnelle Ausbreitung von *Elodea* und ihre ungeheure Menge von Individuen in Europa ist allein durch vegetative Teilung bewirkt worden, da sie keine Samen bringt, weil hier nur ein Geschlecht (die weibliche Pflanze) vorkommt. Die starke vegetative Vermehrung ist der Verzweigung und der leichten Beiwurzelbildung zuzuschreiben, die gewiß teilweise eine Folge des Wasserreichtums ist.

Die allermeisten Arten sind mehrjährig. Sie überwintern großenteils grün auf dem Grunde des Wassers, wo die Wärmeverhältnisse nicht so extrem wie in der Luft sind (*Callitriche*, *Zannichellia*, *Nymphaeaceae*, *Vallisneria* u. a.). Besondere Überwinterungsorgane, die im Herbste von dem abfaulenden Muttersprosse frei werden, sind die knorpeligen Wintersprosse von *Potamogeton crispus* u. a. Arten (vgl. Sauvageau), die kugeligen, dicht gepackte Blätter enthaltenden Knospen von *Myriophyllum* u. a.

Topographische Verhältnisse. Die Tiefe, bis zu der die Pflanzen der Limnäenvereine hinabgehen, ist, jedenfalls bei den Blütenpflanzen, nie bedeutend. Die Characeen gehen im Genfer See bis 20—25 m (Forel), aber meist gewiß nur 8—12 m tief hinab; bei 60 m Tiefe fand man hier merkwürdigerweise noch ein Moos, *Thamnium alopecurum var. Lemani.* In der Regel scheinen die Blütenpflanzen in Süßwasser etwa vor 10 m Tiefe aufzuhören (Magnin). Floristische Unterschiede werden hervorgerufen: 1) Durch die Tiefenverhältnisse, indem einige Pflanzen tiefer gehen können als andere. Die Limnäenvereine sind in größeren Seeen besonders an eine wenig tiefe Zone längs des Ufers gebunden, wo sich ein reiches Tierleben vorfindet und wo die Verteilung ungefähr folgende ist: Am tiefsten kommen die *Characeae* vor (bis 8, selbst 12 m), weniger tief *Elodea* (6 m), *Potamogeton* (4—8 m), *Nymphaeaceae* (3—5 m), *Ranunculus* und *Myriophyllum* (2—3 m). 2) Durch Bodenunterschiede, indem einige Sandboden, andere Schlammboden vorziehen. Die Characeen lieben kalkreiches Wasser. 3) Durch die Wasserbewegungen; einige, namentlich Arten mit Schwimmblättern, wachsen nur in ruhigem Wasser.

Die Limnäenvegetation steht der Hydrocharitenvegetation nahe (S. 137). Die Grenze zwischen ihnen ist nicht scharf; sie finden sich oft vermischt zusammen, und in beiden treten dieselben Gattungen, aber mit verschiedenen Arten auf. Gewisse gewöhnlich schwimmende Arten können sich gelegentlich festwurzeln (*Pontederia crassipes*, *Hydrocharis*, *Pistia*); umgekehrt können normal festgewurzelte Arten gelegentlich schwimmen, z. B. *Ceratopteris* (Goebel, II, 2. Teil). Natürlich giebt es auch keine scharfe Grenze zwischen der Vegetation der festgewurzelten Wasserpflanzen und der der Sumpfpflanzen; es giebt viele »amphibische« Arten, die sowohl in besonderen Wasser- als in Landformen auftreten, z. B. *Polygonum amphibium.* Die Quellenpflanzen sind auch eine Art Übergangs-

form zwischen Land- und Wasserpflanzen; sie ziehen das stark strömende, sauerstoff- und kohlensäurereiche Wasser vor; Beisp. *Montia fontana.*

12. Kap. Schizophyceenvereine.

In reinen Vegetationen treten die Schizophyceen unter extremen Verhältnissen auf, hauptsächlich in den warmen Quellen und in den an toten, organischen Teilen reichen Gegenden des Meeresbodens und des Bodens von süßen Gewässern. Die Schizophyceenvereine weichen von der Limnäenvegetation so sehr ab, daß sie eine eigene Klasse bilden müssen, vielleicht sogar zwei, die der Thermen und die der Saprophytenvereine.

Warme Quellen (Thermen) finden sich in den verschiedensten Teilen der Erde. Der Wärmegrad ist natürlich höchst verschieden; bei niedrigeren Temperaturen gedeihen noch Blütenpflanzen in ihnen, aber unter höheren Temperaturen bleiben nur Schizophyceen zurück *Beggiatoa, Lyngbya, Oscillaria, Hypheothrix* u. a.). Die Arten sind über die ganze Erde ungefähr dieselben. Sie bilden grüne, gelbe, weiße, rote oder braune, schleimige oder fadenförmige Massen oft von mehreren cm Dicke, die bisweilen anscheinend fast strukturloser Gallerte ähnlich sind.

Aus europäischen Thermen kennt man z. B. *Anabaena thermalis* (in Wasser mit Temperaturen bis 57 ° C.), Arten von *Leptothrix* (in Karlsbad: 55,7 °), *Beggiatoa*, *Oscillaria* (44—51 ° C.), *Hypheothrix* (Island), *Tolypothrix lanata* (Grönland) u. a. *Lyngbya thermalis* kennt man von Island, von den Schlammvulkanen Italiens und von den warmen Quellen Unartok in Grönland (40 ° C.).

Die höchsten Temperaturen, die man angegeben findet, sind folgende: 81—85° C. von Ischia (Ehrenberg), bis 90° C. von den Azoren (Moseley) und sogar 93° (200° F.) von Kalifornien (Brewer). Bei Las Trincheras in Venezuela kommt eine warme Quelle vor, die bei ihrem Ursprung eine Wärme von 85—93° C. hat; die Algen wachsen hier in Wasser von mehr als 80° C.

Das Wasser vieler heißen Quellen, die sich ja meist in vulkanischen Gegenden vorfinden, enthält Schwefel, Kalk oder andere mineralische Stoffe, ohne daß die Zusammensetzung der Vegetation dadurch geändert wird.

Eine besondere Rolle spielen gewisse dieser Algen, indem sie krystallinische Massen von kohlensaurem Kalk oder von Kieselsinter ausscheiden; im Arno wird von Cyanophyceen Travertin gebildet; in den Thermen von Karlsbad werden gleichfalls mächtige Kalksinter ausgeschieden. In Nordamerika finden sich zahlreiche heiße Quellen und Geiser im Yellowstoneparke; Weed (vgl. die von ihm angeführte reiche Litteratur) hat die merkwürdige, gesteinsbildende Wirksamkeit, die die Algen hier ausüben, geschildert; sie wachsen hier besonders in Wasser, das etwa 30—85° warm ist und variieren in bunten Regenbogenfarben zwischen rot, orange, weiß und grün je nach der Temperatur des Wassers. Cohn meint, daß sich eine besondere Fähigkeit, kohlensauren Kalk aufzuspeichern, bei diesen Algen finde.

Sollten diese von den am niedrigsten organisierten Algen gebildeten Vereine heißer Quellen uns nicht ein Bild von der ältesten Vegetation der Erde geben?

Saprophytenvegetationen. Die Vegetation auf solchen toten organischen Massen, die auf dem Grunde von Wasser aufgehäuft sind, wird teils von Oscillarien, teils von Bakterien etc. gebildet, bisweilen auch von einzelnen anderen Algen, die hier kaum ihre rechte Heimat haben. Jene Massen liegen gewöhnlich lose auf dem moderigen Boden, *Beggiatoa* z. B. in kreideweißen, flockigen Massen, *Clathrocystis roseo-persicina*, ferner *Bacterium sulphuratum*, *B. Okeni* u. a. Schwefelbakterien in roten Massen, die weite Strecken an Meeresküsten bedecken und von weitem gesehen werden können. Es sind besonders ruhige Buchten mit seichtem Brackwasser und mit Anhäufungen von Tangen und anderen Algen, wo sie vorkommen und einen an Individuen und an Arten reichen Verein bilden (Warming, II). Die Schwefelbakterien scheiden hier wie in den heißen Quellen in ihrem Inneren Schwefel ab (was Cohn zuerst nachgewiesen hat), indem sie den bei der Wechselwirkung zwischen den toten organischen Teilen und den Schwefelverbindungen des Wassers gebildeten Schwefelwasserstoff aufnehmen und diesen dann zu Schwefel und Wasser oxydieren. Nach der Beobachtung von Sickenberger spielen die roten Schwefelbakterien auch bei der Sodabildung in den ägyptischen Salzseeen eine wesentliche Rolle.

Da die Flüsse, die große Städte durchlaufen, z. B. die Themse und die Seine, sehr viele organische Abfälle aufnehmen, da ihr

Wasser aber nur wenige Meilen weiter unterhalb wieder klar und bakterienarm wird, hat man die Meinung aufgestellt, daß diese »Selbstreinigung« der Flüsse Pflanzen, besonders Cyanophyceen zuzuschreiben sei. Schenck (VII) untersuchte den Rhein zwischen Bonn und Köln und kam zu dem Ergebnis, daß grüne Algen hierbei keine große Rolle spielen und daß Faden- und Stabbakterien die organischen Stoffe aufnehmen.

Die abyssale Vegetation, die in größeren Tiefen auftritt, wo es ruhiges Wasser, wenig oder kein Licht, wenig Wärme, geringe Temperaturschwankungen, aber oft ein reiches Tierleben giebt, und die wahrscheinlich nur von Bakterien und ähnlichen Saprophyten gebildet wird, schließt sich gewiß hier an. Man weiß indessen so gut wie nichts von dieser Vegetation. Als Beispiel einer Stelle, wo wahrscheinlich ein reiches Bakterienleben gedeiht, sei auf das schwarze Meer hingewiesen. Nach Andrussow trifft man hier in 100—600 und mehr Faden Tiefe große Mengen von Schlamm mit subfossilen Resten von Brackwasserschaltieren, die aus der nicht fernen Zeit stammen, als das schwarze Meer ein Brackwassersee war, und die ausstarben, als das Mittelmeer hineinbrach. Die Strömungsverhältnisse rufen in der Tiefe eine mangelhafte Ventilation hervor, und das Wasser wird hier unten sauerstoffarm, aber sehr reich an Schwefelwasserstoff. Es lebt hier kein Tier, die organischen Teile des Schlammes werden von Tieren nicht verzehrt; es ist jedoch sehr wahrscheinlich, daß sich hier ein reiches, anaerobes Bakterienleben findet.

Selbst in unseren Süßwasserseeen trifft man an den tiefen Stellen ein dürftiges höheres Pflanzenleben; es giebt hier viele niedere Tiere: Würmer, Wasserregenwürmer, Larven u. a. gedeihen hier, und der Aal wühlt hier und frisst sich an diesen Tieren fett (Feddersen). Auch hier muß eine saprophytische Schizophyceenvegetation, die man noch nicht kennt, erwartet werden. Nach Forel giebt es im Genfer See bis 100 m Tiefe eine bräunliche Schicht niederer Algen (meist Cyanophyceae und Diatomeae), einen organischen Filz.

13. Kap. Die Sumpfpflanzenvereine (Klassen 9—14).

Zu den Wasserpflanzen werden hier alle Pflanzen gerechnet, deren Assimilationsorgane in Wasser untergetaucht sind oder höchstens auf Wasser schwimmen, zu den Sumpfpflanzen (Helophyten,

helophilen Pflanzen) alle Pflanzen, die in Wasser festgewurzelt oder an wasserreichen Boden gebunden sind, deren Laubsprosse sich aber jedenfalls wesentlich über die Wasserfläche emporheben. Daß es keine scharfe Grenze teils zwischen Wasser- und Sumpfpflanzen, teils zwischen Sumpf- und Landpflanzen giebt, ist S. 156 erwähnt worden. Die Sumpfpflanzen sind außerdem oft mehr oder weniger plastisch, so daß sie den Bau ändern können, je nachdem sie von Wasser überschwemmt werden oder nicht (Costantin, Schenck u. a.).

Die Sumpf- und Moorpflanzen sind an seichtes und ruhiges Wasser gebunden, oder an Boden, der jedenfalls während eines längeren Zeitraumes eine bedeutende Wassermenge (vermutlich über 80 %) enthält. Der Boden ist lose, oft sogar sehr lose und weich, ferner reich an Humus (Torferde, Schlamm; vgl. S. 68—71). Im Einklange hiermit steht folgendes:

1. Daß die Sumpfpflanzen (wie die Wasserpflanzen) vorzugsweise mehrjährig sind (S. 128).

2. Daß viele Sumpfpflanzen leicht Beiwurzeln bilden und Wanderrhizome oder Ausläufer haben. Unterirdisch sind diese bei *Equisetum*, *Phragmites*, *Typha*, *Acorus*, *Butomus*, *Scirpus lacuster*, *Heleocharis palustris*, *Eriophorum angustifolium* und *alpinum*, *Sparganium*, *Carex limosa*, *chordorrhiza*, *acuta* u. a. Arten, *Epipactis palustris*, *Scheuchzeria palustris* u. a. Monokotylen, *Myrica Gale*, *Rubus Chamaemorus*, *Andromeda Polifolia*, *Vaccinium uliginosum*, *Lysimachia vulgaris* und *thyrsiflora*, *Sium latifolium* (knospenbildende Wurzeln) u. a. Oberirdische Wandersprosse finden sich besonders in Mooren: bei *Oxycoccus paluster*, *Narthecium ossifragum*, *Hydrocotyle vulgaris*, *Lycopodium inundatum* u. a.

Rasenbildende Pflanzen mit einer geringen vegetativen Wanderfähigkeit oder ohne solche kommen jedoch auch vor. Oft wachsen sie teilweise in ihrem eigenen Abfalle und erheben sich auf ihren eigenen Resten immer höher; ein Grund hierfür ist offenbar der, daß das Wasser in diesen schwammigen Rasen, wo Stengel- und Blattreste nebst Wurzeln miteinander verfilzt sind, kapillar gehoben wird. Hierher gehören *Eriophorum vaginatum*, *Scirpus caespitosus*, *Carex stricta*, *paniculata*, *Deschampsia (Aira uliginosa)* u. a.

Außerdem kommen Pflanzen mit anderem Wuchs vor; z. B. müssen solche, die auf *Sphagnum* vorkommen, die Fähigkeit haben, mit dem wachsenden Boden emporzuwachsen (P. E. Müller, IV).

3. Als Anpassung an die geringe, in gewissen Fällen durch besondere Verhältnisse (Aufhäufen organischer Reste, Torfbildung, vgl. S. 68, Verweben von Wurzeln und anderem, was eine Luft abschließende Decke bildet) verringerte Luftmenge des feuchten Bodens finden sich hier innere Lufträume in Stengeln, Blättern und Wurzeln, wie bei den Wasserpflanzen. Besondere Einrichtungen sind:

a. Das Aerenchym (Schenck, IV) d. h. ein Gewebe von dünnwandigen, nicht verkorkten Zellen, das wie Kork sein eigenes Kambium hat und große, Luft führende Intercellularen bildet. Äußerlich tritt es als eine weiße, schwammige Hülle auf (bei *Epilobium hirsutum* u. a. Arten, *Lythrum Salicaria*, *Lycopus Europaeus*, der Mimosacee *Neptunia oleracea* u. a.).

b. Atemwurzeln (Pneumatophoren). Bei einigen Bäumen und Sträuchern werden senkrecht aufwärts wachsende Wurzeln gebildet, deren Spitzen über das Wasser hervortreten und die durch ihre Pneumathoden, d. h. durch die Lenticellen oder durch andere Verbindungen mit der Atmosphäre, dem Intercellularsystem der im Schlamme wachsenden Teile Luft zuführen (Goebel, Wilson, Schenck, Schimper, G. Karsten). Sie finden sich besonders in den Mangrovensümpfen, ferner bei gewissen Palmen, *Taxodium distichum* u. a., vielleicht auch bei *Jussieua repens* (Goebel).

4. Bei merkwürdig vielen Sumpfpflanzen trifft man xerophile Bauverhältnisse, die noch ziemlich rätselhaft sind. Sie werden teils bei den einzelnen Klassen, teils im 19. Kap. erwähnt werden.

Die Samen und die Früchte vieler Sumpfpflanzen sind mit Lufträumen und anderen Einrichtungen versehen, die sie bei der Verbreitung durch Wasser unterstützen (Ravn).

Gegenden mit Sumpfvegetation sind gewöhnlich ungesund (kaltes Fieber, Malaria), weil Mikroorganismen (Sporozoen, Bakterien) in dem ruhigen, mit organischen Teilen erfüllten Wasser eine günstige Entwicklungsstelle finden.

Die an die Salzwassersümpfe gebundene Vegetation ist nicht nur floristisch, sondern auch anatomisch und morphologisch so eigentümlich, daß sie sich sehr von der der Süßwassersümpfe unterscheidet; sie wird am natürlichsten im fünften Abschnitte, unter den Halophytenvegetationen, behandelt werden. Hier werden daher nur die Süßwassersümpfe besprochen. Deren Vegetation zeigt

indessen so viele Verschiedenheiten, daß sie in mehrere Klassen geteilt werden muß, mindestens in folgende: Rohrsümpfe, Wiesenmoore, Sphagnummoore, Sphagnumtundren, Gebüsche und Wälder.

14. Kap. Rohrsümpfe.

Diese von hohen Monokotylen gebildete, in mehr oder weniger tiefem, meist stillem Wasser wachsende Vegetation scheint sich den Vereinen der Süßwasserpflanzen am nächsten anzuschließen; zwischen den einzelnen Sprossen oder Blättern sieht man im allgemeinen überall das klare Wasser, das gerade hier oft Vertretern der Hydrocharitenvereine Platz giebt. Von den verschiedenen Gattungen oder Arten, die sich hier finden, seien angeführt *Phragmites communis*, *Scirpus lacuster*, *Typha*, *Butomus umbellatus*, *Glyceria spectabilis* u. a. Arten, *Phalaris arundinacea*, *Iris Pseudacorus*, *Cladium Mariscus*, *Carex paniculata*, *acuta*, *filiformis*, *acutiformis*, *stricta*, *riparia*, *vesicaria* u. a. Arten, *Alisma Plantago*, *Sagittaria*, *Sparganium ramosum*, *Acorus Calamus* und *Calla palustris*, die die wichtigsten bei uns vorkommenden monokotylen Vertreter dieser Vereinsklasse sind; daran schließen sich *Equisetum limosum* und von den Dikotylen *Senecio paludosus*, *Sonchus paluster*, *Menyanthes trifoliata*, *Lythrum Salicaria*, *Epilobium hirsutum*, *Rumex Hydrolapathum*, *Lysimachia vulgaris* und *thyrsiflora*, *Ranunculus Lingua*, *Oenanthe Phellandrium*, *Sium latifolium*, *Cicuta virosa* und viele andere.

Besonders an den Ufern stehender Gewässer findet sich diese Vegetation; als Pioniere der Landvegetation und als Wellenbrecher schreitet sie vor und erobert Land (Näheres im 7. Abschnitte). Nach der Tiefe des Wassers und vielleicht nach anderen davon abhängigen Verhältnissen (Licht, Wärme, Wasserbewegung) ordnet sie sich in Zonen, die bei uns ungefähr dieselben wie in einem großen Teile von Europa sind und fast reine Bestände sein können (Phragmiteta, Scirpeta etc.). Magnin hat im Jura folgende Zonen gefunden: 1. Am tiefsten die *Characeae* (8—12 m), 2. *Potamogeton* (6—8 m), 3. *Nuphar* (3—5m), vgl. S. 156, danach die Sumpfvegetationen mit 4. *Scirpus lacuster*, 5. *Phragmites* und 6. *Carices*. Ganz dieselben Zonen kann man z. B. in Nordeuropa und Nordamerika finden.

Je nachdem eine oder die andere Art vorherrscht, entstehen verschiedene Bestände, z. B. Phragmiteta, Scirpeta, Typheta, Equiseteta, Cariceta etc.

Kräftige Wanderrhizome bringen bei gewissen Arten geselliges Wachstum und dichte, reine Bestände hervor (*Phragmites*, *Scirpus lacuster*, *Equisetum limosum*, *Typha* etc., im Nil z. B. *Cyperus Papyrus*). Die Bildung von Wurzelsprossen, die besonders an trocknen Orten auftritt, ist in der Vegetation der Rohrsümpfe selten *(Sium latifolium)*; desgleichen sind Rasen bildende Arten selten. Die Laubsprosse sind verschieden gebaut, hauptsächlich nach 3 Typen: 1) blattlos, nackt, fast nur von einem riesig (z. B. einige m) langen Internodium mit dem Blütenstand an der Spitze gebildet, z. B. bei *Scirpus lacuster*, *Heleocharis palustris*; 2) oder neben langen, linealischen Blättern, die vom Rhizom oder von dem Grunde des blühenden Stengels ausgehen, finden sich hohe Schäfte, die den Blütenstand tragen (*Typha*, *Acorus*, *Butomus* etc.); 3) hohe Halme mit langen, in zwei Reihen abstehenden Blättern bei den Gräsern u. a. Gemeinsam ist, daß die vorherrschenden, meist monokotylen Pflanzen, die das Gepräge der Vegetation hervorrufen, hoch, schlank, senkrecht und unverzweigt sind. Selbst bei einer Ranunculacee wie *Ranunculus Lingua* findet sich derselbe Habitus wieder, so daß sich in diesem vermutlich eine Anpassung ausdrückt, deren Natur noch unklar ist. Jedoch kann hervorgehoben werden, daß diese hohen, schlanken Sprosse Winden und Strömungen leicht und elastisch ausweichen und sich wieder aufrichten; besonders gilt dieses für die in sehr tiefem Wasser wachsenden Sprosse.

Alle Arten sind mehrjährige Kräuter. Besondere, knollenförmige Überwinterungs- und Vermehrungsorgane (Stengelknollen auf Ausläufern) hat *Sagittaria*. Eine und die andere Holzpflanze kann sich auch einfinden (*Salix cinerea*, *Alnus glutinosa* u. a.).

Vegetationen mit demselben Gepräge kommen offenbar auf der ganzen Erde vor, und gewisse Arten bilden fast reine, an Individuen reiche Bestände. Zunächst hat *Phragmites*, das Rohr oder Schilf, eine außerordentlich weite Verbreitung; es bildet in einer Ausdehnung von vielen Quadratmeilen undurchdringliche Bestände (Phragmiteta) im Donaudelta, in den Deltas im kaspischen Meer und im Aralsee, ja selbst in Australien; es erreicht am Syr Darja eine Höhe von 6 m und erträgt Salzwasser gut. Es kann in einer Tiefe von 3 m wachsen. In den Mittelmeerländern bildet es bisweilen mit den oft mehrere m hohen Gräsern *Arundo Donax* und *Erian-*

thus Ravennae Vereine. Als Beispiele für seine Fähigkeit, sich nach den Verhältnissen zu richten, sei noch angeführt, daß es an vielen Stellen der Nordsee und anderwärts auf die Dünen hinaufgeht und oberirdische Ausläufer bildet (Inseln Manö, Fanö etc.). Ausgedehnte Rohrsümpfe von *Glyceria spectabilis* finden sich auf dem salzhaltigen Boden am Neusiedlersee, »wahre Graswälder« fast von 2 m Höhe; ähnliche von *Cyperus Syriacus* auf Sicilien und weit größere, von *C. Papyrus* gebildet, am oberen Nil; die Ufer des Valencia-Sees in Venezuela sind von dichten Rohrsümpfen aus *Typha Domingensis* umgeben, die höher als mannshoch werden, die Ufer des Titicaca desgleichen von der Cyperacee *Malacochaete Tatora* etc. Überall sind die Physiognomie und teilweise die Gattungen dieselben wie bei uns.

Eine etwas andere Physiognomie bilden die entsprechenden Bambusvereine in Indien, infolge der starken Verzweigung, die sie noch dichter und unwegsamer macht.

In tropischen Ländern treten andere Lebensformen auf, die in der Natur an ähnlichen Standorten dieselbe Rolle spielen, deren Vereine jedoch wegen der ganz verschiedenen Formen eine abweichende Physiognomie erhalten. Von den Araceen sind viele Arten Sumpfpflanzen (bei uns *Calla* und *Acorus*), gewöhnlich mit pfeil- oder herzförmigen Blättern; dichte, oft mehrere m hohe Bestände werden von ihnen gebildet, z. B. von *Montrichardia arborescens* auf Trinidad und den angrenzenden Teilen Südamerikas, von *Caladium* u. a. (vgl. Martius).

Von Scitamineen treten *Heliconia*-Arten ähnlich im tropischen Amerika auf, ja selbst riesige Amaryllidaceen *(Crinum)* begleiten die Flüsse von Guayana. Selbstverständlich sind diese Vegetationen nie absolut rein; andere, vielleicht sogar viele andere Arten sind den hier genannten tonangebenden Arten beigemischt. In den tropischen Ländern werden Holzpflanzen in größerer Anzahl auftreten und das Gepräge der Rohrsümpfe beeinflussen.

15. Kap. Sumpfmoore oder Wiesenmoore
(saure Wiesen, Grünmoore).

Diese Vegetation braucht eine geringere Wassermenge, als die Rohrsümpfe. Namentlich tritt weniger offenes Wasser auf; man sieht das Wasser weniger als in den Rohrsümpfen, oft

nur periodisch. Das Grundwasser jedoch steht immer hoch. Die Vegetation ist dichter, und ihre Laubsprosse ragen fast ganz in die Luft empor. Das Wasser steht oder fließt langsam; das Gelände ist flach und wagerecht, in arktischen Ländern aber auch schwach geneigt. Im Boden bilden sich Humussäuren, und er wird durch die aufgehäuften Pflanzenteile (vgl. S. 68) moorartig; mächtige Torfschichten können besonders von gewissen Arten gebildet werden, denen sich bisweilen auch Arten der Rohrsumpfvegetation, besonders *Phragmites*, anschließen. Der Torf enthält viel Stickstoff, der jedoch nicht immer den Pflanzen leicht zugänglich ist.

Das von den Sumpfmooren kommende Wasser ist reich an Kalk und Kali. Die Sumpfmoore bilden sich außen um die Rohrsümpfe herum am Rande stehender oder fließender Gewässer, deren Umfang sie gewöhnlich immer mehr einschränken, indem die Rohrvegetation allmählich fortrückt. Sie werden auch Wiesenmoore, Grünmoore, Grünlandsmoore, Grasmoore, Flachmoore, Niederungsmoore genannt.

Flora. Bei uns herrschen meist Monokotylen vor, denen viele Dikotylen beigemischt sind. Folgende Familien und Gattungen sind vertreten: vor allem *Cyperaceen*, namentlich *Carices* in großer Anzahl (daher die Namen Grasmoore, Cariceta; die grönländischen sind Gräskjär, d. h. Grassümpfe genannt worden; Warming, V) — oft bilden die Cyperaceen Rasen (»Bulten« oder »Bülten«), oder eine verfilzte Decke —; ferner Arten von *Eriophorum*, *Rhynchospora*, *Scirpus (caespitosus)*, *Heleocharis*, *Schoenus* u. a.; von Gramineen, die meist auf dem trockneren Boden auftreten, *Deschampsia caespitosa*, *Agrostis canina*, *Molinia caerulea;* weiterhin Equisetaceae *(Equisetum limosum* und *palustre)*, Juncaceae, Juncaginaceae *(Triglochin palustre)*, Orchidaceae (*Epipactis palustris*, *Orchis*-Arten u. a.), Umbelliferae *(Peucedanum palustre*, *Angelica* und *Archangelica*), Ranunculaceae *(Caltha*, *Trollius*, *Ranunculus)*, Rosaceae (*Comarum palustre*, *Geum rivale* u. a.), ferner *Menyanthes*, *Galium palustre*, *Epilobium palustre*, *E. parviflorum*, *Parnassia palustris* u. v. a. Oft sind Sträucher eingemischt, namentlich *Salices*, *Betula*, *Alnus*, *Rhamnus Frangula*, *Empetrum*, Ericeen u. a., besonders auf den Rasen und den trockneren Stellen. Unsere Sumpfpflanzen sind vielleicht teilweise Reste aus der Eiszeit, z. B. *Saxifraga Hirculus* und *Carex chordorrhiza* (vgl. 7. Abschn., 6. Kap.).

Von den österreichischen »Sumpfwiesen« führt Günther Beck an: 34 Cyperaceen, 12 Gramineen, 3 Juncaceen, ferner eine Menge Stauden und Kräuter, wovon 18 Monokotylen sind.

Nach den an den einzelnen Orten vorherrschenden Gattungen können die Sümpfe Cariceta, Eriophoreta, Hypneta, Molinieta etc. genannt (Stebler und Schröter; Hult, II) und ferner nach den Arten in Bestände eingeteilt werden: in Stricteta nach *Carex stricta* etc. In Grönland finden sich hier und da *Juncus*-Bestände, besonders solche von *J. arcticus* (Hartz); ähnliche, von anderen Arten gebildet (*J. effusus*, *J. compressus* etc.), kommen auch in Jütland vor. Statt dieser Bestände treten z. B. in West-Jütland zonenweise nach den Wasserverhältnissen gewisse Arten auf, wie *Lobelia Dortmanna*, die meist von *Isoëtes* und *Litorella* begleitet wird, und bilden teilweise eine Übergangsvegetation zu der Wasserpflanzenvegetation (Warming, XIII).

Unter und zwischen den höheren Pflanzen giebt es in den Sumpfmooren meist zwei Stockwerke: außer den vielleicht einzeln auftretenden niedrigeren Stauden eine Bodenvegetation von Moosen (*Hypnum cuspidatum*, *cordifolium* u. a. Arten, *Mnium*-, *Sphagnum*-, *Polytrichum*-Arten, *Paludella squarrosa* u. a.). Die Moose sollen ein untrügliches Kennzeichen dafür sein, daß keine Luftzirkulation in der Erde stattfinde. Sie spielen lange nicht die Rolle wie in den Sphagnummooren. Für Flechten ist es bei uns im allgemeinen zu feucht; in arktischen Mooren hingegen finden sie sich bisweilen beigemischt.

Lebensdauer. Die Arten sind meist mehrjährig, die meisten krautartig; wenige Arten verholzen. Einzelne sind zweijährig, aber einjährige finden sich kaum (abgesehen von den schmarotzenden Rhinantheen). Die Sümpfe enthalten zur Winterszeit graue, verwelkte Blätter und Sprosse. Der Frühling beginnt wegen der durch vieles Wasser und durch Verdunstung hervorgerufenen Kälte des Bodens und wegen der kalten Luft über den Bodeneinsenkungen spät.

Der Sproßbau ist in der reichen Flora sehr verschieden. Eine allgemeine Anpassung kann kaum nachgewiesen werden. Von den tonangebenden Monokotylen bilden einige dichte, hohe Rasen, z. B. *Carex stricta*, die bisweilen eine Zone außerhalb der Rohrsümpfe (d. h. näher nach dem Lande zu als diese) bildet und

zwischen deren Rasen oft offenes Wasser vorkommt, bis eine andere Vegetation dessen Platz einnimmt (Kerners »Zsombék-Formation«; vgl. Verh. zool.-bot. Ver. Wien, VIII), und *C. caespitosa*. Rasenbildende Arten sind, in starkem Gegensatze zur Rohrsumpfvegetation, hier überhaupt häufig, z. B. *Scirpus caespitosus*, *Eriophorum vaginatum*, *Molinia caerulea* (auf torfhaltigem Boden), *Deschampsia caespitosa*.

Aber auch Arten mit Ausläufern und mit Wanderrhizomen finden sich reichlich (*Equisetum palustre*, *Carex Goodenoughii*, *C. panicea*, *C. acuta*, *C. acutiformis*, *Menyanthes* etc.). Oft werden die Ausläufer und die Rhizome über dem Erdboden oder über dem Wasser mit den zahlreichen Wurzeln zu einer dicht zusammenhängenden Decke verflochten.

Die Wiesen der Gramineen könnten vielleicht an die Cariceten angeschlossen werden; aber es wird besser sein, sie unter den mesophilen Vereinen zu behandeln. Die ihnen zuträglichste Wassermenge ist vermutlich 60—80 %, während sich Saatfelder mit 40—60 % begnügen. Die Cariceten haben eine größere Wassermenge als 80 %. Der Wasserspiegel der Wiesen steht im Sommer in 15—30 cm Tiefe.

Moossümpfe. Bisweilen überwiegen die Moose (*Aulacomnium*, *Hypnum cuspidatum* u. a. Arten, *Polytrichum*, *Sphagnum* etc.) die Blütenpflanzen. Es entstehen dann dichte, weiche Moosteppiche mit sparsam eingestreuten Blütenpflanzen, Lycopodien und Flechten. Solche Moossümpfe finden sich in arktischen Ländern (»Wiesenmoore« bei Brotherus; Warming, V), müssen vielleicht als eine eigene Vereinsklasse aufgestellt werden, die den Moostundren nahe stände, und gehen jedenfalls in diese über, d. h. sowohl in *Polytrichum*- als in *Sphagnum*-Tundren.

Unter Myr versteht man in Norwegen und auf Island im allgemeinen Moorbildungen. Man unterscheidet in Norwegen zwischen Gräsmyr (auch kurz Myr genannt, Sumpfmoore) und Mosmyr (diese sind Hochmoore). Nach v. Post sind die Myr Moore mit *Sphagnum* und vielen Flechten; »die Flechten konkurrieren mit den Moosen.«

16. Kap. Sphagnummoore

(Moosmoore, Sphagneta, Hochmoore).

Diese Moore werden vorzugsweise von Torfmoos (*Sphagnum*) gebildet und entstehen auf feuchtem Boden, über dem sehr

feuchte Luft lagert, der aber nicht offenes Wasser zu haben braucht. Sehr oft bilden sie sich oben auf alten Sumpfmooren; auch können sie auf nassem Thonboden oder Sandboden entstehen, ja sogar auf Felsen, die oft von Wasser benetzt werden, z. B. an der Westküste von Schweden und Norwegen. Die Torfmoose lieben reichliche Niederschläge, aber weder hohe Temperatur, noch große Lufttrockenheit. Im Gegensatze zu den Sumpfmooren ist das Wasser kalkarm, da *Sphagnum* kalkfeindlich ist; und der gebildete Torf ist stickstoffarm, sowie arm an Kali und Phosphorsäure.

Der Bau und der Wuchs der *Sphagnum*-Arten rufen die eigentümliche Vegetation dieser Moore hervor. Die mit Blättern dicht besetzten, kahlen Stengel tragen neben jedem vierten Blatte einen Zweig; die Zweige hängen bei vielen Arten hinab und schließen sich dem Stengel mehr oder weniger dicht an. Der Umfang der Stengel enthält in 1—5 Zellschichten große, dünnwandige Kapillarzellen, deren Wände oft durch ring- und schraubenförmige Verdickungsleisten abgesteift und zugleich von Löchern durchbrochen sind. Hierdurch und durch den dichten Wuchs der Moose werden Kapillaren gebildet, die das Wasser aus dem Boden emporheben. Die Blätter bestehen aus einer Zellschicht: teils aus schmalen, langen, grünen Zellen, die ein Netz bilden, teils aus Zellen, die den Kapillarzellen des Stengels ähnlich sind, nämlich aus farblosen, durchlöcherten Zellen, welche größer als die grünen Zellen sind, die Maschen zwischen ihnen ausfüllen und gleichfalls kapillar wirken. Die Folge ist, daß die *Sphagnum*-Pflanzen durch Kapillarität von unten bis oben mit Wasser beladen werden, wenn dieses vorhanden ist. Während die älteren Teile allmählich absterben und in Torf übergehen (über dessen Wasseraufsaugungsvermögen vgl. S. 69), wachsen die Spitzen stets mit großer Energie weiter; eine Generation wird auf die andere aufgebaut, indem auch das Wasser in die Höhe folgt. Dadurch wächst das Sphagnummoor anhaltend an Höhe, außerdem am Umfange auch an Ausdehnung, solange Wasser vorhanden ist (austrocknender Wind ist ein wesentlicher Feind der Vegetation); es entstehen dicke, weiche Moosmassen, die sich bedeutend über den Stand des Grundwassers erheben können und die sich oft in der Mitte höher emporwölben als an den Rändern, weil das Wasser in der Mitte am längsten Zutritt gehabt hat. Daher stammt der Name Hochmoore.

Von den *Sphagnum*-Arten seien hervorgehoben: *S. cymbifolium*, *fuscum*, *Austini*, *rubellum*, *teres*, *recurvum*, *medium*.

Auf diesem weichen, losen, von *Sphagnum* gebildeten Boden finden sich natürlich auch andere Pflanzen ein, unter anderem einige Arten der Sumpfmoore; aber die Flora wird nicht so reich wie in diesen. Arten mit Wandersprossen sind besonders verbreitet, im Einklange mit der Bodenbeschaffenheit. Die Pflanzen müssen ja alle hauptsächlich als Saprophyten leben. Von anderen Laubmoosen finden sich z. B. Arten von *Polytrichum*, *Aulacomnium*, *Bryum*, *Paludella* u. a. Gattungen ein; von Lebermoosen z. B. *Aneura*, *Cephalozia*, *Jungermannia*; von Cyperaceen *Rhynchospora alba*, mehrere *Carex*- und *Eriophorum*-Arten (besonders *E. vaginatum*), *Scirpus caespitosus*; von Gräsern z. B. *Molinia caerulea*, *Agrostis alba* u. a.; von anderen Monokotylen *Narthecium ossifragum*, *Scheuchzeria palustris*, *Triglochin palustre*; von Dikotylen sind besonders die Bicornes häufig: *Oxycoccus*, *Vaccinium uliginosum* und *V. Vitis idaea*, *Andromeda Polifolia*, *Ledum palustre*, *Erica Tetralix*, *Calluna vulgaris* (gewöhnlich macht sich diese Art zuletzt breit, wenn das Moor hoch und sehr trocken geworden ist, und zwar in solchen Massen, daß das Moor wesentlich ein *Calluna*-Moor wird), ferner *Empetrum*, *Myrica Gale*, *Rubus Chamaemorus*, *Drosera*-Arten, *Pinguicula*, *Gentiana Pneumonanthe*, *Pedicularis palustris* und *silvatica*, *Cornus Suecica*, *Comarum palustre* u. a.; von Holzpflanzen auch *Salix repens* und *Betula*. Auf älteren, höheren und trockneren Mooren finden sich Kiefernarten ein (*Pinus silvestris*, *P. Pumilio* u. a.); sie sind hier verkrüppelt und bilden niedrige Wälder, die dem Krummholz- oder Legföhrengestrüppe der Hochalpen ähnlich sind. Auf österreichischen Mooren bilden *P. uliginosa* Neum. und *P. Pumilio* Haenke physiognomisch und botanisch verschiedene Bestände (G. Beck in Ann. naturhist. Hofmus. Wien, III).

In anderen Ländern trifft man natürlich ganz andere Gattungen und Arten, in Nordamerika z. B. *Kalmia*, *Sarracenia*, *Darlingtonia* etc.

Indem die unteren Teile der Pflanzen allmählich vom *Sphagnum* überwachsen werden und in Torf übergehen, werden auch die Reste jener Pflanzen begraben. Nur solche Arten können auf Sphagnummooren wachsen, die den Moosen im Wachstum zu folgen vermögen, wie nur solche Arten auf beweglichem Dünensande gedeihen können, die den zufliegenden Sand zu durchwachsen vermögen. Der Torf kann

3—4 m, in Ostpreußen auch 6—10 m Mächtigkeit erreichen. Besonders torfbildend sind, außer *Sphagnum*-Arten, *Polytrichum juniperinum, Scirpus caespitosus, Eriophorum vaginatum, Erica* und *Calluna*. Auch Tierreste, Kulturgegenstände u. a. können in Torf eingechlossen und aufbewahrt werden. Die Humussäuren (S. 68) schützen organische Teile gegen Fäulnis vorzüglich; Moorwasser ist bakterienfrei oder doch bakterienarm. Die im Moorwasser begrabenen Pflanzenteile (Blätter, Früchte etc.) können Jahrtausende lang erhalten werden.

Dänemarks Waldmoore, die vor Jahrtausenden in kleinen Seeen und Teichen in Wäldern gebildet wurden und die von Bäumen umwachsen und teilweise oder zeitweise mit Bäumen bewachsen waren, schließen sehr viele Pflanzenreste ein, die uns den Entwicklungsgang der Vegetation und der Flora des Landes zeigen. Die Unterlage der Moore ist oft ein feiner, von den umgebenden Höhen bald nach der Eiszeit herabgeschlämmter Thon mit Resten von *Betula nana, Dryas, Salix polaris, S. reticulata* u. a. Pflanzen aus den Tundren, die nach der Eiszeit die erste Vegetation des vom Eise verlassenen Moränenbodens bildeten (Nathorst hat 1870 jene Reste zuerst gefunden). Die weitere Entwicklung hat Steenstrup (I) 1841 in seiner bemerkenswerten Arbeit über die Waldmoore Vidnesdam- und Lillemoose auf Seeland nachgewiesen. Der erste Baumwuchs nach der Tundrenperiode wurde nach dieser Untersuchung von *Populus tremula* gebildet, die von Moosen *(Hypna, Sphagna)* begleitet wurde: hiermit begann die Moorbildung. Auch *Betula* trat früh auf und begleitete die folgenden Schichten. Allmählich wurden die Moore von einer Waldvegetation umgeben, deren Bäume in das Moor stürzten und nebst ihren Blättern, Früchten etc., die der Wind wegführte, begraben wurden. Die erste Hochwaldvegetation war die der Kiefer *(Pinus silvestris)*; sie wurde von der Eiche (*Quercus sessiliflora* und *Qu. pedunculata*) abgelöst, und diese zuletzt von der Buche, die in den obersten Schichten der Moore nur sehr sparsam angetroffen wird (Steenstrup, Vaupell, Fischer-Benzon). In Norwegen meint Blytt (I) einen Wechsel von Torf- und Waldschichten (Baumstämmen) gefunden zu haben, der einem Wechsel feuchter und trockner Perioden entspreche. Die Waldmoore sind an Baumresten reicher als die Sumpfmoore, und haben mehr Wassermoose als diese.

Die Unterschiede zwischen Sumpfmooren und Sphagnummooren sind folgende:

1. Die Sumpfmoore entstehen auf Flächen, die von Wasser bedeckt sind, unter Wasser; die Sphagnummoore entstehen im Wasser oder auf feuchtem Boden, sogar über Wasser, und wachsen über dieses empor. Jene sind daher schwierig, diese leicht zu entwässern und trocken zu legen.

2. Die Sumpfmoore werden besonders von grasartigen Pflanzen (*Phragmites*, Cyperaceen, *Juncus*), die Sphagnummoore besonders von Moos gebildet.

3. Die Pflanzenreste in den Sumpfmooren bilden schwarzen, amorphen Torf und sind so zersetzt, daß sie kaum wiedererkannt werden können; in den Sphagnummooren sind sie besser erhalten.

4. Das Wasser der Sumpfmoore ist kalkreich, das der Sphagnummoore gewöhnlich kalkfrei oder doch kalkarm.

5. Der Torf der Sumpfmoore ist schwer und reich an mineralischen Teilen (10—30 % Asche), der Moostorf leicht und arm an solchen (ca. 5 %).

Der Boden der Sumpfmoore ist sehr reich an Pflanzennahrung, der der Sphagnummoore sehr arm an Nahrung, unter anderem an Stickstoff. Wahrscheinlich steht dieses in ursächlicher Verbindung damit, daß hier Pflanzen, die sich durch ihre Blätter Stickstoff verschaffen können, vorkommen: die insektenfressenden Pflanzen. Diese werden bei uns und anderwärts besonders auf Moorboden gefunden; Beispiele: *Drosera, Dionaea, Pinguicula, Sarracenia, Darlingtonia, Cephalotus.*

Lebensdauer der Arten. Fast alle sind mehrjährig und zugleich krautartig. Von den möglicherweise einjährigen Schmarotzern (Rhinantheen) muß in diesem Zusammenhang abgesehen werden.

Über den Sproßbau lässt sich kaum etwas allgemeines sagen.

Torfbildung findet in tropischen Ländern nur auf den Bergen statt, teils weil die Sphagneta hohe Temperaturen fliehen und viel Luftfeuchtigkeit brauchen, teils weil die Wärme die Zersetzung der organischen Teile in hohem Grade begünstigt. Am reichsten ist die Torfbildung in den Gegenden mit mittlerer Wärme und mittlerer Feuchtigkeit. In den Polarländern ist sie sparsam und gering, meistens jedoch wohl deshalb, weil die Masse der Vegetation gering ist; Torfbildung findet auf Grönland durch *Webera nutans* und *Hypnum stramineum* statt, ferner in Sibirien (jedoch nicht so mächtig

wie um die Ostsee herum, nach Middendorff), auf Spitzbergen (Nathorst), auf Waigatsch (Heuglin), im Feuerlande; auf den antarktischen Inseln kommen große Sphagneta mit Torfbildung vor (Kirk).

17. Kap. Sphagnumtundren.

Tundren werden die großen, flachen oder schwach welligen, waldlosen Gebiete in Sibirien und Nordeuropa genannt; jedoch nennen die Finnen jede waldlose, offene Strecke, z. B. von Wald entblößte Berggipfel, eine Tundra. Die physiognomische und die botanische Beschaffenheit der Tundren sind sehr wechselnd; namentlich geben Unterschiede in der Bodenfeuchtigkeit ihnen ein verschiedenes Gepräge. Die trockenste Moostundra, die *Polytrichum*-Tundra, die im Sommer Austrocknung ertragen kann, gehört zu den xerophilen Vereinen. Die *Sphagnum*-Tundra hingegen ist eine mit Wasser beladene Vegetation, Middendorffs »schwappende Tundra«, und findet sich auf den großen, wellenförmigen Flächen, wo das Wasser schwierig abfließt; aber das Wachstum der Moose ist wegen der ungünstigen Vegetationsverhältnisse nur gering. Die Luftwärme ist ja meist sehr niedrig, und in geringer Tiefe ist die Erde an manchen Orten das ganze Jahr gefroren, was sehr von orographischen Verhältnissen abhängt. Die Bedeutung des Eises wurde S. 58 erwähnt.

Nach den Gestalts- und den Niveauverhältnissen der Erdoberfläche und nach dem Wasserstande auf dieser ist die Vegetation verschieden; unübersehbare, teilweise schwierig zugängliche Sumpfmoore, Sphagnummoore, Heiden und seichte, fast pflanzenlose Seeen wechseln miteinander ab (Kihlman). Die Tundra hat eine geringe Torfbildung; ihr Boden scheint eher ein von lebenden Pflanzenteilen durchwebter Rohhumus, als ein eigentlicher Moostorf zu sein (Kihlman, II). In der nordischen und der mitteleuropäischen Natur sind es die Moore, die das beste biologische und floristische Bild von den Tundren geben; ein Teil unserer Moorpflanzen sind, wie S. 165 angeführt, gewiß Relikte der Tundren, die nach der Eiszeit auftraten und den jetzigen Tundren ähnlich gewesen sein müssen.

Kjellmans K ä r r m a r k d. h. Sumpffeld steht offenbar einer Art Moostundra ohne Blütenteppich am nächsten, enthält aber auch Flechten.

18. Kap. Sumpfgebüsche und Brüche in Süsswasser.

In Rohrsümpfen und Sumpfmooren kommen oft einige Holzpflanzen vor, aber in anderen Vegetationen werden diese so gemein, daß sie Gebüsche und Wälder (Brüche) bilden. In unserer Natur findet sich ein geringer Anfang zu solchen in den Beständen der Erlen, Birken und Weiden an den Ufern süßer Gewässer. Namentlich die Erlenbrüche können auf einem Schlammboden auftreten, wo nur wenige andere Pflanzen gedeihen, wie einige Farne, Moose, *Calla*, *Oxalis*, *Lythrum*, *Valeriana*, *Ulmaria pentapetala (Spiraea Ulmaria)*, *Menyanthes*, *Carex* u. a., die sich besonders an die trockneren Stellen um den Fuß der Erlen anschließen. Auch *Salix*-Arten, *Myrica Gale*, *Viburnum Opulus*, *Rhamnus Frangula* u. a. können den Erlen beigemischt sein.

In mehr gemischten Beständen der genannten Holzpflanzen findet sich eine weit mannigfaltigere, teilweise sogar recht verschiedene Bodenflora, wo auch *Rubus Idaeus*, *Ledum* und *Vaccinium*-Arten auftreten können.

Bei uns ist diese Vegetation gewiß immer von der Kultur sehr beeinflusst und ihr ursprünglicher Typus zerstört.

In größerem Maße sind Sumpfgebüsche und Brüche z. B. am Mississippi entwickelt. Die Sumpfcypresse, *Taxodium distichum*, bedeckt ausgedehnte, periodisch überschwemmte, fieberschwangere Gegenden: eine den Mangroven einigermaßen entsprechende Vegetation. Auf ihren flach verlaufenden Wurzeln entwickeln sich bis meterhohe, kegelförmige Wurzeln. Diese sind denen von *Bruguiera* der Mangrovenwälder ähnlich, dienen offenbar gleichfalls zur Atmung und sind fast die einzigen festen Punkte des Schlammbodens, welche Menschen betreten können. Im Schatten der Sumpfcypresse gedeihen nur wenige andere Pflanzen, z. B. einige niedrige Palmen *(Sabal*, *Chamaerops)*; die Nähe der Tropen zeigen *Tillandsia usneoides* und andere Epiphyten in den Baumkronen an.

In den Tropen kommen mehrere, noch sehr wenig untersuchte Formen von Sumpfwäldern und Sumpfgebüschen vor. Eine kleine Fächerpalme, eine *Bactris*, bedeckt z. B. auf Trinidad große, sumpfige Gebiete im Tieflande am Caroni-Fluß.

Inwieweit diese Vegetation in mehrere Klassen einzuteilen sei, muß die Zukunft lehren.

19. Kap. Die Xerophytencharaktere der Sumpfpflanzen.

Außer den S. 160 angeführten allgemeinen Charakterzügen der Sumpfpflanzen finden sich bei einigen Süßwasser-, Sumpf- und Moorpflanzen noch mehrere andere Bauverhältnisse, die besonders zusammengestellt zu werden verdienen, weil sie merkwürdigerweise teilweise dazu zu dienen scheinen, die Verdunstung (Transpiration) herabzusetzen. Die wichtigsten sind folgende.

1. Starke Haarbekleidung. Deckhaare, auf der Blattunterseite, z. B. der Haarfilz bei *Ledum*, *Salix repens*, *lanata* und *glauca*, und die Schildhaare bei *Lyonia calyculata (Andromeda c.)*. Die Deckhaare haben möglicherweise wesentlich die Aufgabe, zu verhindern, daß das Wasser die Spaltöffnungen verschließe, die nur auf der Unterseite vorkommen, setzen aber auch die Transpiration herab.

2. Im Anschluß hieran sei erwähnt, daß bei *Salix Myrsinites*, die in Lappland besonders auf Sumpfwiesen wächst, die Blätter nach dem Verwelken sitzen bleiben und die Jahressprosse bedecken (Kihlman).

3. Papillen, die vielfach die Spaltöffnungen überdecken (mehrere Gramineen und Cyperaceen, z. B. *Carex limosa*, *C. panicea*, *C. rariflora* u. a., *Lysimachia thyrsiflora*, *Polygonum amphibium* (Volkens, III; Kihlman). Sie sollen vielleicht zunächst die Spaltöffnungen schützen, durch Wasser verstopft zu werden.

4. Wachsüberzüge auf dem ganzen Blatte (*Vaccinium uliginosum*) oder nur auf der mit Spaltöffnungen versehenen Unterseite (*Andromeda Polifolia*, *Oxycoccus palustris*, *Primula farinosa*, *Salix Groenlandica*, *Carex panicea* etc.). Sie sollen gewiß zunächst die Spaltöffnungen gegen Verstopfung durch Wasser schützen.

5. Starke Kutinisierung (mehrere Blätter, die Stengel von *Scirpus caespitosus* u. a.). Sie muß wohl ein Schutz gegen Transpiration sein (S. 17).

6. Lederartige Blätter. Diese Eigenschaft wird namentlich durch eine dicke Oberhaut hervorgerufen (*Andromeda Polifolia*, *Oxycoccus*, *Vaccinium Vitis idaea*, *Ledum palustre*) und steht vielleicht damit in Verbindung, daß solche Blätter grün überwintern.

7. Wasser- und Sumpfpflanzen haben meist breite und flache Blätter; aber es finden sich auch Arten mit schmalen, linealischen oder fadenförmigen Blättern, deren Spaltöffnungen in »windstille«

Räume eingeschlossen sind, so daß der Wasserdampf schwierig heraustreten kann (*Erica Tetralix*, *Empetrum*, *Calluna vulgaris*; andere Beispiele sind Arten der nächsten Gruppe). Diese Pflanzen sind jedoch gewiß echte Xerophyten, die merkwürdigerweise auch auf Sumpfboden vorzüglich gedeihen (vgl. 176).

8. Die Assimilationsorgane sind bei vielen Arten senkrechte, stielrunde Blätter oder blattlose, assimilierende Stengel, z. B. bei *Equisetum limosum*, Arten der *Junci genuini* in geringerem Grade bei anderen *Juncus*-Arten, *Heleocharis palustris* u. a. Arten, *Scirpus caespitosus* und *lacuster*, *Eriophorum vaginatum*, *Uncinia microglochin*, *Carex dioica*, *chordorrhiza*, *pauciflora* u. a.

9. Kantenständige Blätter (Profilstellung) bei *Iris*, *Narthecium*, *Tofieldia*, *Acorus*, *Xyris*. Das Licht trifft die Blätter unter spitzen Winkeln.

10. Die Blätter sind flach, breit, aber gleichfalls senkrecht oder aufwärts gerichtet, lang, ungeteilt, z. B. bei *Alisma Plantago*, *Sagittaria*, *Butomus* u. a. Alismaceen, *Typha*, *Sparganium*, *Ranunculus Lingua*, *Lathyrus Nissolia*.

11. Breitblättrige Cyperaceen können ihre Blätter schließen (immer?), deutlich bei *Carex Goodenoughii*; die Spaltöffnungen sind jedoch nicht auf die Oberseite beschränkt.

Daß hier eine ursächliche Verbindung zwischen dem in allen Fällen sehr nassen Standorte und den erwähnten Bauverhältnissen besteht, an deren Stelle man zunächst ganz andere erwarten sollte, ist offenbar. Bei Gattungen, die sowohl Sumpf- als auch solche Landarten enthalten, die nicht an sehr trocknen Orten wachsen (Mesophyten), wird man oft finden, daß diese Arten die breitblättrigsten sind, während man eher das Umgekehrte erwarten sollte. Die Sumpfarten *Epilobium palustre* und *Lysimachia thyrsiflora* sind unsere schmalblättrigsten Arten ihrer Gattungen; *Galium palustre* und *elongatum* sind gleichfalls schmalblättriger als die mesophilen Arten, etc.

Hier muß auch hervorgehoben werden, daß viele Arten merkwürdigerweise sowohl auf äußerst trocknem und warmem Boden, als auf äußerst feuchtem und kaltem Boden wachsen können, z. B. *Calluna*, *Empetrum*, mehrere *Pinus*-Arten, *Juniperus communis*, *Betula nana*, *Saxifraga Hirculus*, *Ledum palustre*, *Vaccinium Myrtillus* u. a. Man sollte also meinen, daß es zwischen beiden Bodenarten wesentliche Übereinstimmungen gäbe und daß unter den Lebensbedingungen

der Sumpfpflanzen einige seien, die sie zwängen, mit dem Wasser ökonomisch zu verfahren. Die Sache ist noch sehr unklar. Möglicherweise ist folgendes von Einfluß:

1. Johow (1884) und Kihlman (1889) haben auf die Beobachtung von Tschaplowitz hingewiesen, daß es ein Transpirationsoptimum giebt und daß deshalb selbst die Sumpfpflanzen gezwungen sein können, die Transpiration herabzusetzen; aber dieses erklärt doch nicht, weshalb Bauverhältnisse, die denen der Xerophyten gleichen, auftreten.

2. Nasse Erde ist kalte Erde (S. 57); daher entwickelt sich die Vegetation im Frühjahr auf Mooren und in Sümpfen spät, und das Blühen findet spät statt (gewisse Arten ausgenommen). Kihlman (1) und Goebel (II, 2. Teil) weisen darauf hin, daß viele Pflanzen, obgleich sie auf recht nassen Stellen wachsen, doch mit Wollhaaren bedeckt sind (wie die *Espeletia*-Arten von Venezuela, S. 187) oder auf andere Weise gegen Transpiration geschützt sind, weil die starken Winde die Vegetation austrocknen, wenn die Wurzelthätigkeit durch den kalten Boden gehemmt ist. Dieses erklärt den xerophilen Bau bei Pflanzen des hohen Nordens und der Hochgebirge gut und spielt sicher eine große Rolle; aber da z. B. die Rohrsümpfe ihre Physiognomie sogar in den Tropen unter Verhältnissen bewahren, wo es weder austrocknende Winde noch kalten Boden giebt, so kann diese Erklärung nicht alle Fälle umfassen.

3. Ein anderer Umstand, der auch eine Rolle spielen kann, ist, daß die Wurzelthätigkeit in dem sehr nassen und sauerstoffarmen Boden durch die schwierigere Atmung erschwert wird. Die Wurzeln der Sumpfpflanzen verbrauchen nach Freyberg in einer gewissen Zeit weniger Sauerstoff als die der Landpflanzen, und damit ihre Arbeit mit der der oberirdischen Organe im Gleichgewichte bleiben kann, muß auch die Thätigkeit dieser Organe herabgesetzt werden (W. Johannsen, Lärebog i Plantefysiologi, S. 324). Daß viele auf Heiden und anderen trocknen und warmen Boden wachsende Pflanzen auch auf Mooren wachsen können, bleibt hiernach nicht unverständlich, wenn man berücksichtigt, daß der Heideboden, wo die Pflanzen (z. B. *Calluna*-, *Pinus*-Arten u. a.) wachsen können, ein äußerst schlecht durchlüfteter, zeitweise sehr nasser Rohhumusboden, »eine Torfbildung auf dem Trocknen« ist. Im übrigen darf man auch nicht vergessen, daß der Heidetorf periodisch stark ausgetrocknet sein kann.

4. Ferner muß als der für die Torfbodenpflanzen wahrscheinlich wichtigste Grund hervorgehoben werden, daß Torfboden ein starkes Wasserbindungsvermögen hat (S. 51 und 69).

5. Ferner sei darauf hingewiesen, daß die Spaltöffnungen der an feuchten Orten (Sümpfe, feuchte Wälder) wachsenden Pflanzen die Transpiration nicht ebenso wie andere Pflanzen regulieren können. Sie behalten offene Spaltöffnungen und transpirieren ununterbrochen gleich stark, bis sie welken (Stahl, VI). Dieses ist gewiß auch ein Grund für die erwähnten xerophilen Bauverhältnisse.

6. Es kann auch daran erinnert werden, daß viele Moore im Sommer in den oberen Schichten stark austrocknen können. Blytt teilt mit, daß er in Norwegen durch ein aus *Scheuchzeria*, *Rhynchospora alba*, *Carex limosa* u. ähnl. Sumpfpflanzen bestehendes Moor mit trocknen Schuhen gegangen ist. Auch viele arktische Sümpfe oder Moorgebiete trocknen oft ganz aus.

Schließlich sei noch hervorgehoben, daß es andere Bauverhältnisse und andere Formen der Blätter als die angeführten giebt, die anscheinend kein xerophiles Gepräge haben oder noch in keinen nachweisbaren Einklang mit den Standorten gebracht werden konnten, z. B. breite, spieß-, pfeil- oder herzförmige Blätter vieler Araceen, breite, rundliche oder nierenförmige Blätter bei *Rubus Chamaemorus*, *Caltha palustris*, *Comarum palustre*, *Viola palustris*, *Hydrocotyle*.

Vierter Abschnitt.

Die Xerophytenvereine.

---

1. Kap. Allgemeine Bemerkungen.

Die Xerophyten bilden den stärksten Gegensatz zu den Hydrophyten; sie sind an ein Leben auf einem Boden und in einer Luft angepasst, die äußerst trocken sein können. Der Boden kann aus Felsen, Sand, Grus (S. 65), Baumstämmen (Epiphyten, S. 101) be-

stehen, oder wegen Kälte (S. 54) oder Salzgehalt (Halophyten, S. 116) die Wasserversorgung erschweren. Ferner ist die Größe der Transpiration (Verdunstung) zu berücksichtigen, die, teils von äußeren, teils von inneren Faktoren abhängt (S. 114 ff.). Als besonders schädlich muß eine plötzliche Vermehrung der Verdunstung angesehen werden.

Zu den Xerophyten werden hier alle Pflanzen gerechnet, die morphologisch oder anatomisch besonders ausgestattet sind, um eine mehr oder weniger lange dauernde Trockenheit zu ertragen; jedoch werden die Halophyten abgerechnet und in dem folgenden Abschnitte behandelt werden. Eine kurze, aber periodisch eintretende starke Verdunstung prägt die Vegetation xerophil aus, selbst wenn sie den ganzen übrigen Teil des Jahres triefend naß ist (Kerner, III).

Sollen wir einen tieferen Einblick in den Haushalt eines Xerophyten und in den der Xerophytenvereine haben, so müssen wir das Verhältnis zwischen der Wasserversorgung und dem Wasserverbrauche zu den verschiedenen Jahreszeiten kennen; aber man ist weit entfernt, hierüber etwas Näheres zu wissen, und hat nur für einzelne Arten, namentlich für Kulturpflanzen und Waldbäume, einige sehr unsichere Berechnungen ihrer Transpiration angestellt (vgl. z. B. Sachsse, S. 429).

Auf sehr verschiedene Weise sind die Xerophyten ausgerüstet, um eine starke Trockenheit auszuhalten. Eine Gruppe scheint fast vollständiges, lange dauerndes Austrocknen ohne Schaden auszuhalten, sie können bei Trockenheit in Trockenstarre verfallen, und einige, z. B. die Flechten, können so dürr werden, daß sie sich leicht pulverisieren lassen, ohne daß dieses Austrocknen ihnen schadet: sobald ihnen Wasser zugeführt wird, leben sie wieder auf. Solche Pflanzen sind für Felsenboden vorzüglich geeignet. Außer Flechten kann auch ein Teil der Moose und Algen angeführt werden, für den ungefähr dasselbe gilt; im ganzen handelt es sich um niedrig stehende Kryptogamen. Ferner können einige höhere Kryptogamen ohne Schaden eintrocknen, indem sich die eingetrockneten Teile krümmen und zusammenfalten, z. B. einige Farne, *Selaginella lepidophylla* u. a. (Briosi, Wittrock). Die Anpassung dieser Pflanzen an extreme Trockenheit muß in Eigenschaften des Zellinhaltes gesucht werden, teils in denen des Protoplasmas selbst, teils in der Gegenwart anderer Inhaltsstoffe (fettes Öl bei *Selaginella lepidophylla*).

In der Regel ertragen die Pflanzen und Pflanzenteile, Samen und Sporen ausgenommen, jedoch eine so starke Austrocknung nicht, weshalb einjährige, kurzlebige Pflanzen in eine Wüstennatur gut hineinpassen, wo die Regenzeit kurz, die trockne Zeit lang ist.

Die Anpassung der Xerophyten geht namentlich in zwei Richtungen vor sich:

1. Herabsetzung der Transpiration während der kritischen Zeit.

2. Entwicklung besonderer Mittel teils zur Aufsammlung, teils zur Aufbewahrung von Wasser.

Oft finden sich bei derselben Art mehrere Anpassungen vereinigt, aber der Übersicht wegen müssen sie im folgenden einzeln behandelt werden.

2. Kap. Die Regulierung der Transpiration.

Folgende Mittel finden Anwendung, um die Transpiration während der kritischen, trocknen Zeit herabzusetzen oder um die Folgen einer plötzlichen Vermehrung der Verdunstung abzuwenden:

1. Periodische Verkleinerung der Oberfläche.

2. Die Lichtstärke, die auf die Assimilationsorgane wirkt, und die Transpiration werden durch periodische Profilstellung herabgesetzt (von der Lichtstärke abhängige Bewegungen, »photometrische« Bewegungen).

3. Dauernde Profilstellung (Kompaßpflanzen u. ähnl.).

4. Eigentümliche Blatt- und Sproßformen mit geringer Oberfläche.

5. Deckhaare, bedeckende Blätter u. ähnl.

6. Anatomischer Schutz gegen starke Erwärmung und starke Transpiration.

Wir betrachten nun diese Anpassungen, die sich gewiß besonders bei mehrjährigen Arten finden, jede für sich.

1. Periodische Oberflächenverminderung. Die gründlichste Art, wie die Pflanze ihre verdunstende Oberfläche vermindern kann, ist, alle stark verdunstenden Teile bei Beginn der trocknen Zeit abzuwerfen. Dieses geschieht erstens bei allen e i n j ä h r i g e n Pflanzen, die nach der Samenreife absterben: alle Samen sind nämlich gegen Austrocknen sehr widerstandsfähig. Im Einklange hiermit ist der Prozentsatz ephemerer Arten in Wüsten und ähnlichen Gebieten sehr groß; in der kurzen, bisweilen nur 1—2 Monate langen

Regenzeit vollenden sie ihren ganzen Lebenslauf, keimen, blühen, reifen Samen und sterben, so daß sie die trockne Zeit in der Form der in den Samen eingeschlossenen Keime überdauern (vgl. z. B. Volkens, II).

Dasselbe geschieht ferner bei allen Zwiebel- und Knollenpflanzen u. a. Arten, deren Erdsprosse in der trocknen Zeit Nahrungs- und Wasserbehälter sind; die oberirdischen Sprosse mit den großen, transpirierenden Flächen sind während der Trockenheit abgeworfen, und das Leben ruht in jenen meist unterirdischen Sprossen latent. In Eile entwickeln diese Arten neue Lichtsprosse und Blüten, wenn wieder Feuchtigkeit auftritt. Die schnelle Ankunft des Frühlinges nach den ersten Regengüssen in den Wüsten, Steppen und ähnlichen Gegenden ist von den Reisenden oft mit Bewunderung erwähnt worden.

Dasselbe geschieht drittens bei den Holzpflanzen, die vor oder in der trocknen Zeit oder dem Winter das Laub abwerfen (Laubfall). Bei diesen sind alle oberirdischen Teile während dieser Zeit durch Kork und Knospenschuppen, die mit Kork oder anderen die Verdunstung hemmenden Teilen bedeckt sind, gegen starke Transpiration geschützt.

Bei allen diesen Pflanzen ist das Laubblatt, das im allgemeinen als der treue Spiegel des Klimas bezeichnet werden kann, natürlich nicht oder in geringem Grade xerophil gebaut.

Ganz anders wird die transpirierende Oberfläche bei anderen Pflanzen verkleinert, z. B. bei einem Teile der Gräser, indem sie bei trocknem Wetter ihre Blätter zusammenrollen, so daß selbst die breiten röhren- oder fadenförmig werden. Dieses findet sich z. B. beim Helm (*Psamma arenaria*), bei *Corynephorus canescens*, *Festuca*-Arten, *Anthoxanthum odoratum* und vielen anderen Heide-, Dünen- und Steppengräsern; in den Mittelmeerländern z. B. bei Arten von *Stipa, Lygeum, Aristida* (Duval-Jouve; Tschirch; Warming, VII; u. a. Auch bei Gräsern des Salzbodens wie *Triticum junceum* kommt es vor. Je nachdem die Trockenheit der Luft wächst, rollen sich die Blätter ein, und dadurch wird die transpirierende Oberfläche, wo die Spaltöffnungen ausschließlich oder vorzugsweise liegen, der Verdunstung entzogen; die Spaltöffnungen werden mehr oder weniger in »windstille« Räume eingeschlossen. Bei feuchtem Wetter breiten sich die Blätter wieder aus. Auch bei

den Cyperaceen kommen ähnliche, obgleich weniger starke Bewegungen vor. Bei diesen spielen die Gelenkzellen (cellules bulliformes, Duval-Jouve), die in den Furchen der Blattoberseite liegen, eine Rolle; sie sind höher als die anderen Epidermiszellen, und ihre aus Cellulose bestehenden Wände falten sich beim Einrollen des Blattes leicht ein. Die bewegende Kraft scheint am ehesten in dem Bastgewebe zu liegen, das sich gewöhnlich auf der Unterseite der Blätter findet und das nach den Umständen entweder Wasser aufnimmt oder abgiebt und dadurch quillt oder einschrumpft. Der Turgor des Mesophylls scheint jedoch, jedenfalls in gewissen Fällen, eine wichtige Rolle zu spielen (Duval-Jouve; Tschirch, II).

Einige Dikotylen zeigen ähnliche Bewegungserscheinungen, z. B. *Hieracium Pilosella*, *Antennaria dioica*, *Crepis tectorum* (nach Wille), westindische *Croton*-Arten, *Euphorbia Paralias* (west- und südeuropäische Dünenpflanze, nach Giltay). Die Blätter von *Erica Tetralix* sind auf feuchtem Boden weniger eingerollt als auf trocknem Boden (Graebner); ebenso die Blätter von *Ledum palustre*. Von Kryptogamen können die S. 178 erwähnten Farne und einige Moose, namentlich *Racomitrium*- und *Polytrichum*-Arten, genannt werden; bei trocknem Wetter sind die Blätter von *R. canescens* zusammengebogen, und die Sprosse durch die dicht vereinigten, langen Haare ganz grau; wenn Feuchtigkeit (auch feuchter Boden) vorhanden ist, sind sie sternförmig ausgebreitet. *Polytrichum* kann die Blattränder über die assimilierenden und dünnwandigen Zellen der Blattmitte legen.

2. **Bewegungen, wodurch die Beleuchtung reguliert wird.** Viele Pflanzen haben eine äußerst feine Empfindung für die Stärke des Lichtes und können mit ihren Blättern oder Blättchen solche Bewegungen ausführen, daß sie die Beleuchtung regulieren, indem sie für jeden Lichtgrad einen bestimmten Winkel der Blattspreite mit den einfallenden Strahlen bilden; bei milder Beleuchtung (z. B. in den Morgenstunden) werden die Spreiten möglichst vielem Lichte ausgesetzt, so daß sie von den Lichtstrahlen unter rechten Winkeln getroffen werden (Flächenstellung); aber je nachdem das Licht stärker wird, stellen sich die Spreiten so, daß sie unter immer spitzeren Winkeln getroffen werden (Profilstellung). Dadurch werden sie relativ weniger beleuchtet und erwärmt, und die Transpiration muß dann auch herabgesetzt werden. Hierher gehören sehr viele Pflanzen mit

zusammengesetzten Blättern, besonders aus den tropischen, trocknen Gebüschen, z. B. viele *Acacia*-Arten u. a. Mimosaceen, viele Papilionaceen, Oxalidaceen (unter anderem *Oxalis Acetosella*), Zygophyllaceen; auch bei Pflanzen mit einfachen Blättern, z. B. bei *Hura crepitans*, finden sich von der Lichtstärke abhängige Bewegungserscheinungen. Bei den behandelten Pflanzen pflegen die Blätter ebenfalls nicht xerophil gebaut zu sein. Die Blätter z. B. von westindischen Leguminosen mit der Fähigkeit, sich nach der Lichtstärke zu bewegen, sind oft (immer?) dünn und haben eine kahle und dünne Epidermis (Warming).

3. **Feste Lichtstellung bei Kompasspflanzen und ähnlichen Pflanzen.** Eine Verminderung der Wirkung des Sonnenlichtes und damit zugleich eine verminderte Transpiration werden auch durch dauernde Profilstellung oder ähnliche Stellungen der assimilierenden Flächen hervorgerufen, so daß das starke Licht sie mitten am Tage unter spitzen Winkeln trifft. Die Profilstellung, welche die vorhin (unter 2) besprochenen Gewächse in starkem Sonnenlichte einnehmen, bleibt hier erhalten, nachdem sie während des Wachstums und der Entwicklung der Pflanzen unter dem richtenden Einflusse des Sonnenlichtes eingetreten war. Hierher gehört aus unserer Flora *Lactuca Scariola*, deren Blätter sich an stark von der Sonne beleuchteten Orten im Meridian auf die Kante stellen (Stahl, I, III); von anderen Kompaßpflanzen sei namentlich *Silphium laciniatum* (Nordamerika) genannt.

Kantenständige Blätter haben viele andere Arten, wie mehrere australischen *Eucalyptus*-Arten und Proteaceen, südafrikanische *Statice*-Arten, *Laguncularia racemosa* u. a. in Westindien, *Bupleurum verticale* (Spanien) etc.

Senkrecht oder steil und steif aufwärts gerichtete Blattspreiten sind bei Xerophyten häufig, die in starkem Sonnenlichte wachsen, z. B. bei *Coccoloba uvifera* (Westindien), vielen Gräsern (*Brachypodium ramosum, Festuca ovina* u. a.), *Calluna, Peucedanum Cervaria* (nach Altenkirch), *Helichrysum arenarium* u. a. Seltener sind senkrecht hinabhängende Blattspreiten. Die Rutensprosse (S. 185) schließen sich hier eng an.

Runzeln und Falten der Blattspreiten wirken vielleicht ähnlich und sind desto häufiger, je trockner das Klima ist, z. B. in Westindien bei *Lippia involucrata, Plumeria alba* u. a.

(Johow, I), in der ägyptischen Wüste bei *Salvia* und *Stachys Aegyptiaca*, *Pulicaria* und *Urginea undulata* u. a. (Volkens), bei uns z. B. bei *Vicia Cracca* (Warming).

Da diese Stellungsverhältnisse in der Regel erst während der Entwicklung des Individuums durch Drehungen, Krümmungen etc. erreicht werden, so werden sich die Blätter gewiß bei allen Arten der genannten Pflanzenformen nach der Natur des Standortes verschieden stellen. Der Sonne, der Trockenheit und dem Winde ausgesetzt, sind die Blätter weit mehr aufwärts gerichtet, kantenständig oder gekräuselt etc., als im Schatten und in feuchter Umgebung, namentlich in feuchter Luft; dieses zeigen z. B. *Calluna, Juniperus communis, Lycopodium Selago* und *alpinum* (Figuren bei Warming, V).

In der Anlage angeborene Profilstellung haben folgende Pflanzen: die mit Phyllodien (blattförmigen, aber senkrecht gestellten Blattstielen ohne Blattspreite) ausgestatteten australischen Acacien und sehr viele Pflanzen mit flachen oder geflügelten Stengeln oder herablaufenden Blättern, z. B. *Baccharis triptera* in Brasilien, *Genista sagittalis*, *Muehlenbeckia platyclada, Carmichaelia australis, Colletia*-Arten u. a. Diese Sproßformen, sind gewöhnlich zugleich fast blattlos; der Stengel tritt an die Stelle der Laubblätter. Hierher gehört ferner das schwertförmige Blatt bei Iridaceen, *Tofieldia* und *Narthecium* (S. 175).

4. Blatt- und Sprossformen mit geringer Oberfläche. Bei sehr vielen Xerophyten sind die transpirierenden Organe, d. h. namentlich die Laubblätter, außerordentlich an Größe und Oberflächenausdehnung reduziert, und damit treten auch Abweichungen in der gewöhnlichen Physiognomie des ganzen Sprosses besondere xerophile Sproßformen in einer Reihe verschiedener Abänderungen auf. Wassermangel wirkt verkleinernd (S. 30): dieselbe Art kann auf trocknem Boden kleinblättrig, auf feuchtem großblättrig sein, z. B. *Urtica dioica*, *Viola canina*, *Erodium cicutarium*; mehrere Wüstenpflanzen entwickeln bei Beginn der Regenzeit große Blätter, aber später viel kleinere oder fast gar keine, z. B. *Zilla*, *Alhagi* u. a. Die Größe des Blattes ist direkt eine Folge der Trockenheit (vgl. Henslow, Elliot, Groom u. a.). Wassermangel hat vermutlich auch beigetragen, eine Reihe bestimmter Typen zu schaffen, namentlich folgende, die sich durchgehends da-

durch auszeichnen, daß sie eine verhältnismäßig unbedeutende Assimilationsarbeit verrichten, weshalb das Wachstum langsam ist.

A. Blattformen.

1. Das Nadelblatt oder pinoide Blatt (bei Coniferen, Proteaceen, *Ulex Europaeus* u. a.). Es ist lang, linealisch, spitz und hat häufig ein mehr oder weniger centrisches Chlorophyllgewebe. Die Beziehung dieses Blattes zur Transpiration geht daraus hervor, daß die Blattoberfläche im Verhältnis zu dem Volumen viel kleiner als bei dem flachen Blatte mit demselben Volumen, die Verdunstungsoberfläche also relativ geringer ist. Dasselbe gilt von den folgenden Blattformen.

2. Das erikoide Blatt ist ein Rollblatt, d. h. die Ränder erscheinen umgerollt, entweder nach unten oder (seltener, z. B. bei *Passerina*) nach oben gerollt; es entsteht so eine windstille Furche, worin die Spaltöffnungen verborgen sind (S. 193). Erikoide Blätter sind häufig kurz und linealisch und finden sich bei *Erica, Calluna, Cassiope* u. a. Ericaceen, *Empetrum*, Epacridaceen, Proteaceen, Myrtaceen, *Berberis empetrifolia* (Chile), bei südafrikanischen Thymelaeaceen, Compositen, Rubiaceen und bei Arten anderer Familien, die an Stellen mit starker Transpiration wachsen.

3. Das schuppenähnliche Blatt, das breit und kurz, angedrückt, aufwärts gerichtet, bisweilen herablaufend ist; bei vielen Cupressaceen und Pflanzen der verschiedensten anderen Familien, z. B. bei Scrophulariaceen (*Veronica thuyoides* und *cupressoides* auf den Gebirgen Neuseelands), Santalaceen, Tamaricaceen, Francoaceen, Compositen, Umbelliferen (Beisp. *Azorella* auf den Hochgebirgen von Südamerika und in antarktischen Gegenden).

4. Das borsten- oder fadenförmige Blatt bei sehr vielen grasähnlichen Monokotylen; es ist meist auf der Oberseite gefurcht oder rinnenförmig, und die Spaltöffnungen sind in den behaarten Furchen verborgen. Bewegungen je nach den Feuchtigkeitsverhältnissen kommen oft vor, z. B. bei *Festuca ovina*, *Corynephorus canescens*, vielen Wüsten- und Steppengräsern, Gräsern in den Hochgebirgen (S. 180). Geteilte Blätter haben oft sehr ähnliche, kleine und stielrunde Abschnitte (z. B. bei *Artemisia campestris*).

5. Das junkoide Blatt schließt sich hier an; es ist lang,

stielrund, nicht gefurcht (*Juncus*-Arten, mehrere Cyperaceen; einige Umbelliferen in den Hochgebirgen von Südamerika, Goebel, II, 2. Teil). Diese Form trifft man meistens auf nassem, kaltem, den Winden ausgesetztem Boden (S. 175).

6. Die Blattform der Saftpflanzen (Succulenten) kann hier genannt werden, weil sie sehr oft, abgesehen von der Dicke, mehr oder weniger stielrund, linealisch, länglich oder spatelförmig etc. ist, keine Zähne oder andere Einschnitte hat (Beisp.: *Sedum acre*, *Sempervivum tectorum*, *Mesembrianthemum*-Arten, Orchidaceen); diese Form hat eine relativ kleinere Verdunstungsfläche, als wenn dieselbe Masse flach ausgebreitet wäre. Henslows Meinung, daß die Succulenz eine direkte Wirkung der umgebenden Naturverhältnisse sei, ist wahrscheinlich richtig (vgl. S. 203).

7. Ohne zu einem bestimmten der vorhin angeführten Typen zu gehören, kommen sehr viele andere an starke Verdunstung angepasste Blattformen vor; einige Blätter sind klein und lederartig (z. B. bei *Loiseleuria procumbens*, *Diapensia*), andere schmal und steif, mehr oder weniger zurückgerollt (z. B. bei *Lavandula*, *Hyssopus* u. a. Arten in den Mittelmeerländern); andere sind breiter und flach (*Dryas*, *Rhododendron Lapponicum* u. a.). Solche Blätter haben gewöhnlich andere, im folgenden erwähnte Schutzeinrichtungen gegen starke Transpiration. (Hierher gehörige Litteratur besonders bei Vesque, Volkens, Goebel, Warming, Henslow).

Die Sprosse der mit den genannten Blattformen (besonders 1, 2, 3) ausgestatteten Pflanzen sind gewöhnlich überaus blattreich. Die Anzahl der Blätter ersetzt ihre geringe Größe teilweise; ferner wird vermutlich auch das Zusammendrängen der Blätter auf den kurz gliedrigen Sprossen die Transpiration weniger stark machen.

B. Sproßformen.

»Blattlose« Sprosse, d. h. mit sehr reduzierten oder bald abfallenden Blättern versehene, finden sich bei vielen Xerophyten; das Laubblatt ist verschwunden, der Stamm hat seine Funktion übernommen und Palissadengewebe ausgebildet. Solche Sprosse sind folgende:

1. Die geflügelten, oft blattlosen, S. 183 erwähnten Sprosse.

2. Der Rutenspross (die Spartiumform). Die Sprosse sind rutenförmig, aufrecht, schlank und oft sehr verzweigt; die Blätter

sind bei einigen Arten noch recht groß (z. B. bei *Genista tinctoria*, *Spartium junceum)*, aber fallen meist bald ab, und haben bei anderen von Anfang an eine sehr reduzierte Form und keine Funktion. Die Stengel sind stielrund, oder tief gefurcht mit Spaltöffnungen und Palissadengewebe in den Furchen, während die Rippen mechanisches Gewebe enthalten. Diese Form ist bei einem Teile der Leguminosen der Mittelmeerländer sehr verbreitet (besonders bei Genisteen: Arten von *Genista*, *Retama*, *Cytisus)*, bei *Casuarina*, *Ephedra*, mehreren Chenopodiaceen, z. B. bei *Anabasis* (die jedoch zunächst zu den Halophyten gehört), bei *Capparis aphylla*, *Periploca aphylla*, *Polygonum equisetiforme* etc. (Litteratur: Pick, Volkens, Schube, Ross, Nilsson, Briquet).

3. Der junkoide Sproß. Die bei vielen *Juncus*-Arten und Cyperaceen vorkommenden hohen, stielrunden, blattlosen und unverzweigten Sprosse (in der Form den Blättern eines Teiles derselben Arten ähnlich). Über das Verhältnis des Volumens zur Oberfläche gilt das oben angeführte. Diese Sproßform findet sich auch bei sehr vielen Sumpfpflanzen derselben beiden Familien (*Scirpus lacuster*, *Heleocharis palustris*, bei den *Junci genuini* etc., wie S. 175 angeführt). Hierher gehören z. B. auch die *Restionaceae*.

4. Das nadelförmige Kladodium bei *Asparagus*.

5. Der Flachsproß, eine blattlose, sehr flache Sproßform, die gewöhnlich senkrecht oder kantenständig ist, bei *Muehlenbeckia platyclada (Coccoloba p.)*, *Ruscus*, *Semele*, *Phyllocladus*, *Carmichaelia australis* u. a.

6. Der Dornensproß, z. B. bei *Colletia*.

7. Die Kakteenform, mit verschiedenen Unterformen bei *Cactaceen*, *Euphorbia*, *Stapelia*. Sie wird unter den Saftpflanzen nochmals erwähnt werden.

Schließlich muß daran erinnert werden, daß sich mehrere dieser Blatt- und Sproßformen bei den Halophyten wiederfinden.

5. Hemmung der Transpiration durch bedeckende Organe. Es ist klar, daß wenn lufthaltige Teile, in und zwischen denen die Luft sehr fest gehalten wird, eine transpirierende Fläche bedecken, die Transpiration dadurch sehr wesentlich herabgesetzt werden kann. Dieses Mittel findet sich bei vielen Xerophyten auf mehrfache Art angewandt.

A. Deckhaare. Der Gegensatz zwischen Hydrophyten und

Xerophyten tritt hier besonders deutlich hervor: jene sind sozusagen kahl, diese oft stark grau- oder weißfilzig und wollhaarig, oft silberglänzend; diese Farben werden durch die in und zwischen den Haaren eingeschlossene Luft hervorgerufen. Nur tote, mit Luft erfüllte Haare sind Deckhaare. Man weiß seit sehr langer Zeit, daß sonst kahle Arten auf trocknen Stellen behaart und behaarte hier stärker behaart werden, als auf feuchten (*Ranunculus bulbosus, Polygonum Persicaria, Mentha arvensis, Stachys palustris* u. a.); die etiolierten Kartoffelsprosse sind in feuchter Luft fast kahl, in trockner behaart (Vesque). Zahlreiche Pflanzen auf den Felsen des Mittelmeeres oder in den trocknen Gebüschen Westindiens, mannigfaltige Wüsten-, Steppen- und Hochgebirgspflanzen sind mit Wollhaaren bekleidet. Am stärksten filzig ist vielleicht die Composite *Espeletia* auf den Hochgebirgen von Südamerika (Goebel, II). Die Wolle ist ein Sonnenschirm, gleicht plötzliche Temperaturschwankungen aus und setzt wie ein Stück Filz die Verdunstung herab. Eine besondere Form der Deckhaare ist das Schildhaar, das den damit dicht bekleideten Pflanzen einen eigentümlichen Silberglanz verleiht: bei Elaeagnaceen, *Croton*-Arten, u. a. Die Deckhaare sind fast immer auf der Unterseite, wo die Spaltöffnungen liegen, am dichtesten. Junge Stengel und Blätter sind oft besonders dicht behaart, dichter als die älteren, im Einklange mit ihrem größeren Bedürfnis nach Schutz gegen starke Transpiration. Bisweilen sind die in den trocknen Gegenden der Tropenländer nach der trocknen Zeit zuerst entwickelten Blätter viel filziger und sehen ganz anders aus, als die später erscheinenden, größeren und mehr grünen (H. Schinz). Es muß jedoch bemerkt werden, daß eine besondere Gruppe von Xerophyten, nämlich die Succulenten, keine Deckhaare haben und im allgemeinen ganz kahl sind (Kakteen, *Aloe*- und *Agave*-Arten u. a.).

Die Haarbildung ist wohl, wie alle anderen Mittel der Selbstregulierung der Pflanzen, eine d i r e k t e Anpassung ans Klima. Über die wirkenden Ursachen äußert Henslow (I) im Anschluß an einen Gedanken von Mer die Meinung, daß Haare durch lokale Ernährung in Korrelation mit der Unterdrückung des Parenchyms erschienen; in demselben Verhältnis wie das Parenchym gehemmt werde, würden Haare zu dessen Kompensation ausgebildet. Hiermit sind wir jedoch im Verständnis der Korrelation zwischen Behaarung

und Trockenheit nicht viel weiter gekommen, selbst wenn die Hypothese richtig sein sollte.

B. Bedeckende Blätter sollen die jungen Sproßteile gegen starke Transpiration und starkes Licht schützen. Zu ihnen gehören erstens die Knospenschuppen, die wir typisch bei den laubwechselnden Bäumen der gemäßigten und der kalten Gegenden finden, die aber auch in den Tropen auftreten. Durch Verkorkung, Haarbildung, Harzbildung u. ähnl. werden sie für ihre Aufgabe ausgebildet, die noch in der Knospe ruhenden jungen Blätter gegen Transpiration, desgleichen die Knospen bei der Belaubung gegen Temperaturwechsel zu schützen (Grüss, Feist, Cadura u. a.).

Nebenblätter, Blattscheiden (z. B. bei gewissen Dünengräsern) können denselben Dienst leisten, ohne Knospenschuppen im engeren Sinne genannt werden zu können, desgleichen die häutigen Nebenblätter von *Paronychia*-Arten, *Herniaria* u. a., die die jungen Sproßteile oft mit einer dichten, silberglänzenden Decke bekleiden.

Alte Blätter und Blattreste leisten in vielen Fällen dieselben Dienste. Tunikagräser nennt Hackel solche Gräser, deren untere Blattteile nach dem Absterben der oberen sehr lange stehen bleiben, entweder als dicht und fest schließende Scheiden oder in ausgefaserter Form. Sie finden sich bei Dünen-, Steppen- und Wüstengräsern (z. B. bei *Nardus stricta, Andropogon villosus, Scirpus paradoxus, S. Warmingii, Aristida*-Arten), setzen die Verdunstung herab und sammeln Wasser (Hackel; vgl. auch Warming, XI; Henslow). Dieselbe Funktion kommt bei den Velloziaceen der Berggipfel und der Hochebenen Brasiliens vor (Warming, XI). Bei gewissen, besonders bei südafrikanischen *Oxalis*-Arten finden sich eigentümlich ausgebildete Deckblätter um die Zwiebeln (Hildebrand). Hier müssen auch die kompakten Rasen mit dicht zusammengedrängten Sprossen und Sproßresten genannt werden, die sich in der subglacialen, besonders in der südamerikanischen Vegetation allgemein finden und die oft so hart sind, daß man sie kaum entzweischneiden oder -schlagen kann; hier schützt ein Sproß den anderen, die alten Teile schützen die jungen.

Die Wurzeln mancher Epiphyten werden gegen starke Transpiration durch die Blätter geschützt, die sich dicht über sie hinlegen und die feuchte Luft um sie festhalten, z. B. bei *Conchophyllum im-*

bricatum (Goebel, II, 1. Teil).. Die Wurzeln eines Teiles der ägyptischen Wüstengräser (der Gattungen *Aristida, Andropogon, Elionurus, Panicum, Sporobolus*) sind in ihrer ganzen Länge mit Sandhüllen umgeben, die dadurch entstanden, daß die Sandkörner durch einen von den Wurzelhaaren ausgeschiedenen Klebstoff verkittet wurden. Volkens fasst dieses als Verdunstungsschutz auf. Es muß jedoch zweifelhaft erscheinen, ob diese Wurzelhüllen eine andere Bedeutung hätten, als die, eine natürliche Folge der Atmung und der Kohlensäureausscheidung der Wurzeln zu sein; auf diese Art bilden sich oft Inkrustationen von kohlensaurem Kalk um Pflanzenwurzeln.

6. **Anatomische und andere Bauverhältnisse, die die Transpiration herabsetzen.** Auch auf diesem Gebiete tritt der durchgreifende Unterschied zwischen Xerophyten und Hydrophyten hervor. Namentlich folgende Teile finden sich bei diesen Pflanzen verschieden ausgebildet: A. das Hautgewebe, B. das Chlorophyllgewebe, C. das Durchlüftungssystem, nämlich a. die Spaltöffnungen und b. das Intercellularsystem.

A. **Das Hautgewebe.** Es ist einleuchtend, daß zwischen einem Hautgewebe, das dauernd von Wasser oder von feuchter Luft umgeben ist, und einem solchen, das von sehr trockner Luft umgeben und starker Transpiration ausgesetzt ist, ein großer Unterschied bestehen muß.

Epidermis. Die Kutikula ist der erste wichtige Transpirationsregulator; ihre Dicke richtet sich nach dem Bedürfnis der Pflanze, die Verdunstung einzuschränken. Die Kutikula, bei den Hydrophyten in der Regel sehr dünn, ist bei den Xerophyten meist dick. Die Außenwände der Epidermiszellen werden stark verdickt und kutinisiert; in einzelnen Fällen werden sogar Krystalle von oxalsaurem Kalk oder Kieselsäure eingelagert. Die Epidermiszellen selbst werden polygonal und erhalten gerade Wände. Die Blätter werden wegen der Beschaffenheit der Epidermis lederartig und glänzend, was besonders ein allgemeines und auffallendes Merkmal tropischer Bäume ist, aber auch bei Pflanzen gemäßigter Klimate mit lange lebenden Blättern vorkommt (z. B. bei *Ilex Aquifolium*, mehreren Coniferen, *Vinca* u. a.). Dieser Glanz giebt an, daß ein Teil des Lichtes von den Blättern reflektiert wird, was diesen vielleicht von Nutzen ist (Wiesner, I). Oft ist die Kutikula mit feinen Leisten versehen, besonders wenn die Zellwand nach außen gewölbt ist. Vesque (II) und

Henslow (I) stellten hierüber die Hypothese auf, daß es zu der Zerstreuung und der Dämpfung der einfallenden Lichtstrahlen diene.

W a c h s, das auf der Oberfläche ausgeschieden ist, setzt die Verdunstung herab, was Tschirch durch Versuche bewiesen hat. Bei *Capparis spinosa* in der ägyptischen Wüste z. B. bildet sich am Anfange der regenlosen Periode eine dicke Wachsschicht auf den Blättern, so daß die Transpiration gewiß vollständig unterdrückt wird (Volkens). Die Wachsschichten können sehr dick, z. B. bei *Sarcocaulon* (Südafrika) über 1 mm dick sein. Blau bereifte Blätter haben gewöhnlich keine scharfen Zähne am Blattrande, höchstens abgerundete und mit einem Wasserausscheidungsapparat versehene Zähne.

S a l z k r u s t e n werden auf der Oberfläche gewisser Wüstenpflanzen gebildet, die dadurch am Tage ein graues Aussehen erhalten und gegen Transpiration geschützt werden; aber nachts zerfließen sie, indem sie aus der Luft Feuchtigkeit aufnehmen (S. 196). Die Kalk absondernden Drüsen bei Plumbaginaceen und bei gewissen *Saxifraga*-Arten sollen gleichfalls zur Hemmung der Verdunstung dienen.

»L a c k i e r t e« B l ä t t e r. Harz oder ähnliche Stoffe werden von Haaren auf der Oberfläche vieler Xerophyten, besonders solcher der südlichen Halbkugel, ausgeschieden. Die Blätter werden dadurch klebrig und »lackiert«; sie erhalten eine glänzende, glasartige Decke; die Wände der Epidermis sind dünn und schwach kutinisiert (Volkens).

S c h l e i m wird in gewissen Fällen von Haaren gebildet (Hansteins Kollateren), z. B. in den Knospen von Polygonaceen; er dient vielleicht zur Wasseraufnahme, hemmt möglicherweise auch die Verdunstung. Daß Schleim, der auf den lackierten Blättern ausgeschieden ist, zu der Aufnahme von Wasser dienen könne, ist eine noch unbewiesene Vermutung (Meigen, II).

Auch der I n h a l t d e r E p i d e r m i s z e l l e n kann an die Herabsetzung der Transpiration angepasst werden. Schon die farblose Epidermis ist ein Wasserbehälter (Westermaier); in Korrelation hiermit haben die untergetauchten Teile der Hydrophyten eine blattgrünhaltige Epidermis. Durch verschiedene Inhaltsstoffe kann die Epidermis angeblich für Wasserdampf minder durchdringlich werden (S. 199).

Ob G e r b s t o f f, der sich oft besonders in der Epidermis findet, namentlich im Winter bei überwinternden Laubblättern (War-

ming, IV), und der auch bei Steppen- und Wüstenpflanzen, z. B. bei *Alhagi*, *Monsonia*, *Astragalus*, *Tamarix*, mit dem Wassergewebe in Verbindung zu stehen scheint (Volkens; Henslow, I), eine Rolle spielt, weiß man nicht. Hingegen spielt Anthocyan, der rote in vielen Pflanzen, besonders in der Epidermis, auftretende Farbstoff, vielleicht dadurch eine Rolle, daß es einen Teil des Lichtes, wohl namentlich die sogenannten chemischen Strahlen, zurückhält. Thatsache ist, daß es sich häufig auf jungen Pflanzenteilen und auf Keimpflanzen findet, die Schutz gegen starkes Licht und gegen damit einhergehende starke Verdunstung bedürfen (besonders in den Tropen; bei der Entwicklung des Laubes sind sehr viele junge Sprosse rotbraun). (Pick, Kny).

Schließlich kann die Verschleimung der Innenwände der Epidermis erwähnt werden. Bei vielen Xerophyten, besonders bei Holzpflanzen, quellen diese gallertartig auf (Beispiele *Empetrum*, *Arbutus Unedo* u. a. Ericaceen). Vielleicht dient dieses zur Herabsetzung der Transpiration (Volkens), vielleicht wird dadurch ein Wasserbehälter gebildet; vgl. S. 200 (Westermaier; Tschirch; siehe auch Walliczeck, Vesque, Radlkofer).

Kork. Daß dieser durch seine mit Luft erfüllten Hohlräume und seine anderen Eigenschaften die Transpiration einschränkt, ist durch Erfahrung und Versuche klar bewiesen. Seine Mächtigkeit steht bisweilen mit der Trockenheit des Klimas offenbar in direkter Verbindung, was z. B. aus dem Unterschiede zwischen den Bäumen der brasilianischen Campos und der diesen angrenzenden Wälder hervorgeht. Der austrocknende Einfluß der Camposbrände scheint den Kork zu weiterem Wachstum anzuregen — eine Selbstregulierung der Natur (Warming, VIII). Sehr dicke Korkmäntel finden sich bei mehreren Wüstenpflanzen, z. B. bei *Testudinaria Elephantipes* in Südafrika, *Cocculus Leaeba* in Ägypten.

Schließlich muß hier noch auf eine Thatsache hingewiesen werden, die vielleicht von allergrößter Bedeutung und der eigentliche Grund für viele der erwähnten Verhältnisse ist, namentlich soweit sie die Epidermis selbst betreffen: Pflanzenteile, die sich von Wasser benetzen lassen, welken weit leichter als solche, die nicht benetzt werden können. Den Grund für diese vermehrte Transpiration sucht Wiesner in einer durch das Wasser hervorgerufenen eigentümlichen Quellung der Zellwände, wodurch der Verdunstungswider-

stand vermindert werde. Die vielen erwähnten Mittel, die Transpiration herabzusetzen, werden die Pflanzenteile auch gegen Benetzung schützen und auf diese Weise starke Transpiration verhindern.

B. **Das Chlorophyllgewebe.** Bezeichnend für die Xerophyten ist die bedeutende Entwicklung des Palissadengewebes, indem entweder die Zahl der Zellschichten vermehrt, oder die Höhe der Schichten (die Länge der Zellen) vergrößert wird, oder auch beides vorkommt. S. 19 wurde die Meinungsverschiedenheit, die in der Erklärung dieses Bauverhältnisses herrscht, erwähnt und die Vermutung ausgesprochen, daß dieses mit der Trockenheit der Luft und mit der Transpiration in nächster Verbindung stehe.

C. **Das Durchlüftungssystem.** Die Intercellularräume sind der Sitz der Verdunstung, und da die transpirierende Oberfläche einer Pflanze nicht nur nach der an die Atmosphäre unmittelbar grenzenden Oberfläche, sondern auch nach der Wandoberfläche aller Intercellularräume bemessen werden muß, so kann man von vornherein sagen, daß die Luft führenden Intercellularräume bei den Xerophyten viel enger sein und hierin in größtem Gegensatze zu denen der Hydrophyten stehen müssen, wo sie, wie S. 127 angeführt, sehr groß sind (ausgenommen die lithophilen Hydrophyten). Desgleichen ist der Unterschied in der Anzahl und der Verteilung der Spaltöffnungen zwischen beiden Gruppen von Pflanzen außerordentlich groß.

a. Die Spaltöffnungen sind, wie Schwendener nachgewiesen hat, durch ihren Bau zu der Regulierung der Verdunstung eingerichtet: sie schließen sich, wenn die Gefahr starker Transpiration eintritt, und öffnen sich, wenn sie nicht weiter besteht. Die Schließzellen gewisser Wüstenpflanzen sind nur bei jungen Blättern beweglich, aber bei den alten wegen starker Wandverdickungen unbeweglich, und der Spalt kann mit Wachs und Harz verstopft sein (Volkens, Gilg). Über die Funktion der Spaltöffnungen hat Stahl (VI) einige wichtige Untersuchungen veröffentlicht, woraus unter anderem hervorgeht, daß sie sich bei Sumpfpflanzen und bei Salzpflanzen nicht schließen können.

Die Anzahl der Spaltöffnungen hängt von der Natur der Umgebung ab. Die Hydrophyten haben in der Regel keine Luftspalten auf den normal untergetauchten Teilen, wo sie bedeutungslos sein würden; für die in Luft befindlichen oberirdischen Pflanzen-

teile gilt, im großen und ganzen, als Regel, daß, je trockner der Standort ist, desto weniger Spaltöffnungen auftreten, was man am besten sieht, wenn man nahe verwandte Arten vergleicht (Pfitzer, Zingeler, Czech, Tschirch, Volkens, Altenkirch).

Die Verteilung der Spaltöffnungen steht mit der Transpiration und den Feuchtigkeitsverhältnissen in engstem Zusammenhange. Wiesengräser haben in der Regel auf beiden Blattseiten Spaltöffnungen, Steppengräser in der Regel nur auf der gefurchten Oberseite (Pfitzer); andere Xerophyten haben gewöhnlich nur auf der Unterseite Spaltöffnungen, wo sie oft unter Verdunstungshindernissen verborgen sind.

Die Spaltöffnungen werden auf verschiedene Weise unter das Niveau der Oberfläche eingesenkt: in Gruben, Furchen u. s. w., die oft mit Haaren bekleidet sind, wodurch erreicht wird, daß die Luft aus ihnen schwierig heraustreten kann, d. h. daß die Transpiration herabgesetzt wird. Folgende Mittel werden angewandt (vgl. Tschirch, I).

Der einfachste Fall ist der, daß außerhalb der einzelnen Spaltöffnung eine schalen-, krug- oder trichterförmige Höhle gebildet wird, entweder dadurch, daß die Kutikula leistenförmig hervorragt (Vorhof), oder dadurch, daß sich die Nachbarzellen über die unter das Niveau der Oberfläche eingesenkte Spaltöffnung emporwölben (äußere Atemhöhle; Tschirch, I), z. B. bei *Pinus silvestris*. Bei *Euphorbia Paralias* wird die Spaltöffnung von niedrigen Papillen umgeben (Giltay). Gruppenweise in Gruben eingesenkt, die sich auf der Unterseite der Blätter finden und deren Eingänge verengert und mehr oder weniger durch Haare verschlossen sind, finden sich die Spaltöffnungen bei *Nerium*, *Banksia* u. a. In Längsfurchen eingesenkt treten sie bei sehr vielen Pflanzen auf und kommen dann gewöhnlich nur in diesen Furchen vor, deren Ränder oft mehr oder weniger mit Haaren besetzt sind. Viele Stengel, namentlich solche der Rutensproßform, haben tiefe Furchen, wo allein sich die Spaltöffnungen befinden (*Casuarina*, *Ephedra*, *Acanthosicyos horrida*, *Genista*-Arten etc.). Auf der Oberseite der Blätter finden sich die Furchen bei vielen Steppengräsern, und hier können die Furchen obendrein oft verengert und die Spaltöffnungen durch Zusammenrollen der Blätter mehr eingeschlossen werden (*Corynephorus canescens*, *Festuca ovina*, *Psamma*, *Aristida*, *Stipa*, *Sporobolus spi-*

catus, *Cynodon Dactylon* u. a.); vgl. auch S. 180. Auf der Unterseite der Blätter finden sich bei vielen Xerophyten mit Haaren bekleidete Furchen oder breitere Rinnen, z. B. bei *Empetrum*, *Phyllodoce caerulea*, *Calluna*, *Erica*-Arten, *Loiseleuria procumbens*, *Ledum palustre*, *Cassiope tetragona* (Warming, V), *Dilleniaceen* (vgl. Steppuhn in Bot. Centralbl. LXII) etc. Auch andere Blätter, deren Ränder weniger zurückgerollt sind und deren Spaltöffnungen auf der behaarten Unterseite liegen, können hierher gerechnet werden, z. B. die von *Dryas octopetala*. Sind die Blätter dauernd stark aufwärts gerichtet, so daß die Rückenseite die sonnenreichste ist, so kann diese so ausgebildet werden wie sonst die Oberseite und Palissadengewebe erhalten; die Furche mit den Spaltöffnungen findet sich dann auf der Oberseite (z. B. bei *Passerina filiformis*). Der Wasserdampf wird also bei diesen Pflanzen auf mehr als eine Art gehindert, leicht herauszutreten.

Daß diese Verhältnisse zu der Trockenheit des Klimas in direkter Beziehung stehen, sieht man an Arten wie *Ledum palustre* und *Andromeda Polifolia;* je mehr dem Winde und der Trockenheit ausgesetzt, desto kleiner sind die Blätter und desto mehr zurückgerollt ihre Ränder.

Die zuletzt genannten Fälle bilden den Übergang zu den flachen und breiten Blättern, wo eine dichte Decke von Filz- oder Schildhaaren oder anderen Deckhaaren auf der Blattunterseite die einzige Bedeckung oder Schutzwehr der Spaltöffnungen ist. Solche Blätter haben bisweilen eine auf der Unterseite stark hervorspringende Nervatur, und die Spaltöffnungen liegen dann in den Nervenmaschen, also doch ein wenig eingesenkt (z. B. bei *Lantana involucrata* in Westindien).

Spaltöffnungen, die in »windstillen«, mit Wasserdampf erfüllten Räumen oder unter einer dichten Haardecke eingeschlossen sind, findet man meist über die Blattoberfläche gehoben, gleichwie bei Blättern von Pflanzen, die im ganzen in feuchter Luft leben.

b. Die Intercellularräume. Schon der Bau der Atemhöhlen kann zu der Regulierung der Transpiration dienen, z. B. dadurch, daß sie kutinisierte Wände erhalten, daß sie von besonderen Zellen umgeben werden (Restionaceae), oder dadurch, daß sie sehr klein werden. In manchen Fällen erstreckt sich die Kutikula von der Außenfläche der Epidermis durch die Spaltöffnung hinab über die

Wände der Atemhöhle (de Bary, Vergleichende Anatomie, S. 79).

Im allgemeinen gilt, daß die Luft führenden Intercellularräume bei den Xerophyten aus den vorhin angeführten Gründen sehr eng sind; vgl. z. B. Altenkirchs Messungen von Atemhöhlen. Jedoch können Ausnahmen hiervon vorkommen, z. B. bei den Restionaceen, wo außer sehr engen Gürtelkanälen auch große Lufträume vorkommen, die vielleicht bei der Kohlensäureassimilation eine Rolle spielen.

Die erwähnten Gürtelkanäle finden sich auch bei *Hakea suaveolens* (australische Wüstenpflanze), *Olea Europaea*, *Kingia* (Tschirch), auch bei einigen Sandgräsern, wie *Festuca rubra* und *Triticum acutum* (nach Giltay), und anderen Pflanzen und sind enge Intercellularräume, die in Gürtelform quer um die Palissadenzellen gehen; durch diese Umwege muß das Entweichen des Wasserdampfes erschwert werden. Gewisse Wüstenpflanzen, wie *Cynodon Dactylon* und *Sporobolus spicatus*, haben einen Wirrwarr von äußerst feinen, verschlungenen intercellularen Kanälen (Volkens); es ist aber nicht sicher, daß diese verschiedenen Formen von Intercellularen die Aufgabe haben, die Transpiration herabzusetzen.

7. Andere Mittel, um die Transpiration zu regulieren. Ätherische Öle kommen besonders bei Xerophyten vor; die Garigues und die Macchie der Mittelmeerländer, die Campos Brasiliens u. a. Vegetationen duften von *Cistus*, Labiaten, Verbenaceen, Compositen, Myrtaceen u. a., wie unsere Sandfelder von Thymian, oder die Steppen Asiens von Artemisien. Die ursächliche Verbindung zwischen der Trockenheit des Klimas und des Bodens und dem Vorkommen des Öles ist nicht aufgeklärt, der Nutzen auch nicht. Ätherische Öle verdunsten leichter als Wasser und umgeben die Pflanze mit einer wohlriechenden Luft. Nach Tyndall ist die an ätherischen Ölen reiche Luft weit weniger diatherman, d. h. weit weniger im stande, strahlende Wärme durchgehen zu lassen, als reine Luft; die ätherischen Öle werden demnach die Bestrahlung und dadurch die Transpiration vermindern können. — Daß ätherische Öle außerdem anderen Nutzen schaffen können, z. B. den besonders von Stahl hervorgehobenen, gegen pflanzenfressende Tiere zu schützen, ist möglich.

Der Nutzen des Milchsaftes ist nicht sicher erkannt; nach einigen sind die Milchröhren Leitungsbahnen (Haberlandt, Schullerus,

Pirotta u. a.), nach anderen (z. B. Kerner) ein Schutz gegen Tiere (?). Vgl. auch S. 205.

3. Kap. Mittel zur Wasseraufnahme.

Es muß für viele in extremer Trockenheit lebende Xerophyten selbstverständlich von großer Wichtigkeit sein, den Augenblick zu ergreifen, wenn sich das Wasser vielleicht für eine kurze Zeit darbietet, und man muß erwarten, daß besondere Mittel für schnelle Wasseraufnahme vorkommen. Dieses ist auch bei verschiedenen oberirdischen Teilen der Fall. Es muß hierbei teils auf die Fähigkeit der Zellwände, teils auf die des Zellinhaltes, Wasser aufzunehmen, ankommen. Zunächst sei erwähnt, daß Pflanzen wie Flechten und Moose und viele Algen langes Austrocknen ertragen können. Sie können, wie vielleicht gewisse andere Pflanzen, aus dem Wasserdampfe der Luft Feuchtigkeit aufnehmen; aber außerdem ist ihre ganze Oberfläche im stande, tropfbares Wasser augenblicklich aufzusaugen. Wenn die Pflanzen pulvertrocken und spröde waren, können sie in wenigen Augenblicken weich und wasserreich werden (S. 32, 103 und 178).

Eine wie wichtige Rolle die Epidermis bei der Aufnahme tropfbaren Wassers (Regen, Tau) bei höher organisierten Pflanzen spielt, ist wohl noch kaum entschieden; sie ist aber für viele Xerophyten vielleicht nicht gering. Das Zuckerrohr z. B. hat nach Janse eine außerordentliche Fähigkeit, durch die Blätter, welche »komplizierte Regenwasserbehälter« bilden, Wasser aufzunehmen.

Volkens (II) hat besondere Wasser aufsaugende Haare bei gewissen Wüstenpflanzen nachgewiesen: bei *Diplotaxis Harra*, *Stachys Aegyptiaca*, *Convolvulus lanatus* etc., Schimper (I) ähnliche bei gewissen Epiphyten: bei *Tillandsia usneoides* u. a. Bromeliaceen. Diese Haare sind am Grunde nicht kutinisiert und hier findet die Wasseraufnahme statt. Die vielen feinen Haare der Kakteen sollen gleichfalls hierzu dienen. (Über angeblich Wasser saugende Haare in unseren Klimaten vgl. Lundström, Wille, Henslow).

Als ein anderes Mittel werden Salzdrüsen angeführt, eigentümliche von Volkens (II) entdeckte Drüsenhaare auf den Blättern mehrerer Wüstenpflanzen (z. B. bei *Reaumuria hirtella*, *Tamarix*, *Cressa Cretica*, *Frankenia pulverulenta*, *Statice aphylla* u. a). Diese

Drüsen scheiden hygroskopische Salze aus (Chloride von Natrium, Calcium und Magnesium) und verleihen den Pflanzenteilen am Tage einen weißen oder grauen Ton; nachts zerfließt das Salz, weil es Luftfeuchtigkeit aufnimmt, und dann sind jene Teile grün und mit zahlreichen Wassertropfen bedeckt, selbst wenn kein Tau fällt. Volkens meint, daß die Pflanzen hierbei Wasser aufnehmen. Marloth (I) sieht diese Salzschicht jedoch nur als eine die Transpiration vermindernde Decke an und meint sogar, daß die Pflanzen sich dabei von einem Teile des aufgenommenen Salzes befreien (S. 190).

Die Luftwurzeln einiger Orchidaceen und Bromeliaceen sind dadurch zur Wasseraufnahme eingerichtet, daß sie mit einem Velamen überzogen sind, d. h. mit einer mehrschichtigen Hülle von Zellen derselben Beschaffenheit wie die Wasser aufsaugenden Zellen von *Sphagnum*: die Zellen sind nämlich dünnwandig und mit ring-, schrauben- oder netzförmigen Verdickungsleisten versehen. Wenn die Zellen mit Luft gefüllt sind, ist die Hülle weiß; sind sie mit Wasser erfüllt, so wird das Chlorophyllgewebe der Wurzel mehr oder weniger erkennbar. Tropfbares Wasser wird von diesen Hüllen mit Leichtigkeit aufgesaugt und kann von da zum Leitungsgewebe weitergeführt werden. Auch Wasser in Dampfform soll von ihnen aufgenommen werden können (vgl. S. 31).

Anders verhalten sich die Luftwurzeln bei gewissen epiphytischen Farnen und Araceen, indem sie kurz sind, mehr oder weniger senkrecht aufwärts wachsen und Humus und dadurch Wasser zwischen einander sammeln (Goebel, Karsten).

Faserige Hüllen von Wurzeln oder Blattscheidenreste oder beiderlei finden sich bei einigen Farnen (*Dicksonia antarctica* u. a. Arten, *Alsophila*-Arten), Velloziaceen, Palmen etc. Ein Teil dieser Pflanzen sind offenbar Xerophyten, und jene Decke dient sicher nicht nur zu dem Schutze gegen Transpiration, sondern gewiß besonders auch zu der Wasseransammlung durch Kapillarität und zur Wasserspeicherung (Warming, XI). Dasselbe gilt nach Buchenau für das Palmiet-Schilf, die Juncacee *Prionium serratum* (*P. Palmita*), in den periodisch trocknen Flußbetten Südafrikas. Auch die von Hackel als Tunikagräser bezeichneten Gräser sind hierher zu rechnen; sie halten zwischen ihren ausgefaserten oder schuppigen Blattscheiden Wasser zurück (Fig. bei Warming, VIII).

In diese Gruppe von Vorrichtungen zur Wasseraufnahme kann

auch der Rhizoiden-Filz vieler Moose gerechnet werden. Viele sandliebende Xerophyten, wohl besonders sandliebende Gräser, wachsen in dichten Rasen; auch dieses kommt ihnen sicher als ein Mittel, Wasser anzusammeln und festzuhalten, zu gute (vgl. S. 223).

Ferner muß angeführt werden, daß auch andere Organe zu dem Aufsaugen von Regen und Tau eingerichtet sein können, z. B. die Blätter. Diese sind dann gewöhnlich mehr oder weniger rinnenförmig; als besonders ausgeprägt können die meisten Bromeliaceen, Pandanaceen, das Zuckerrohr u. a. genannt werden; eine besonders merkwürdige Form ist *Tillandsia bulbosa*, deren schmal rinnenförmige Blätter sehr leicht Wasser aufsaugen und zu den Höhlungen zwischen den aufgeblasenen Blattscheiden leiten (Schimper I, III).

Besondere Blattformen, die zu dem Aufnehmen und dem Festhalten von Wasser eingerichtet sind, haben die Lebermoose. Goebel (III) unterscheidet drei Typen, je nachdem der Unterlappen zusammen mit dem Oberlappen, oder für sich allein den Wasserbehälter bildet, oder eigentümliche becherförmige »Wassersäcke« auftreten (diese bei *Frullania? cornigera*, *Physiotium*).

Wasseraufnahme durch unterirdische Organe. Hier sind bei den Xerophyten nur wenige spezielle Verhältnisse nachgewiesen, die auf Anpassung hinweisen.

Zunächst sei erwähnt, daß viele Xerophyten sehr tief gehende Wurzeln haben, die sie in trocknen Zeiten bei dem Heranschaffen des Wassers aus großen Tiefen unterstützen werden. Man hat dieses in den Wüsten von Afghanistan (bei *Astragalus*-Arten; Aitchison) beobachtet, ferner in der ägyptischen Wüste (z. B. bei Koloquinte, *Calligonum comosum*, *Monsonia nivea*); Volkens fand hier Wurzeln, die 20mal länger als die oberirdischen Organe waren. Dasselbe ist von unseren Dünen bekannt, z. B. bei *Eryngium maritimum* (Blytt) und bei *Carex arenaria*; diese hat zwei Arten von Wurzeln: sehr feine, verzweigte, oberflächlich liegende und sehr tief gehende, weniger verzweigte (Buchenau; Fig. bei Warming, VII). Ein besonders kräftiges Wurzelsystem haben einige Pflanzen des Herero-Landes, die das Wasser aus dem tief liegenden Grundwasser emporheben müssen; Beispiel *Acanthosicyos horrida* (Schinz).

Eine eigentümliche Einrichtung zur Wasseraufnahme findet sich bei dem nordafrikanischen Alfagrase *(Stipa tenacisima)*; dieses hat

auf dem Rhizom eigentümlich gebaute Epidermiszellen, deren Aufgabe es ist, Wasser aufzusaugen (Trabut).

4. Kap. Wasserbehälter.

Ein anderes, sehr wichtiges und verbreitetes Mittel der Xerophyten, um die Trockenheit der Luft und des Bodens zu ertragen, ist die Einrichtung von Geweben oder von Organen, die das angesammelte Wasser für die Zeiten des Bedarfs aufbewahren können.

Schleim, der in verschleimten Zellwänden oder im Zellsafte häufig ist, nimmt Wasser auf und giebt es sehr langsam ab; er wird daher bei den Xerophyten in den verschiedensten Organen gebildet: in Haaren, Laubblättern, Stengeln, unterirdischen Knollen und Zwiebeln. Es besteht ein Wechselverhältnis zwischen der Bildung von Schleimzellen im Inneren und der Entwicklung des Hautgewebes. Solche Kakteen z. B., die wie *Echinocactus*, ein mächtiges Hypoderm haben, führen keine Schleimzellen. Häufig liegen die Schleimzellen der Kakteen in den Kanten, den Warzen und in ähnlichen hervorragenden Teilen, die dem Eintrocknen besonders ausgesetzt sind (Lauterbach). Andere Stoffe können vielleicht ähnlich wirken, namentlich Säuren (z. B. Apfelsäure bei Crassulaceen, nach G. Kraus), Gerbstoff, der bei gewissen Wüstenpflanzen sehr reichlich auftritt, und Salze; wahrscheinlich spielt Milchsaft dieselbe Rolle (vgl. p. 206).

Wassergewebe. Echte Wassergewebe sind dünnwandig, hell (führen kein Chlorophyll, sondern Wasser) und haben keine Intercellularräume (ein Luftwechsel geht hier nicht vor sich). Es giebt teils äußere Wassergewebe (Epidermis und hypodermale Gewebe), teils innere.

Äussere Wassergewebe. Die Epidermis ist das äußerste Wassergewebe, das wir antreffen (Wasser- und Schattenpflanzen ausgenommen), und ist als solches zuerst von Pfitzer (1872), später von Vesque (1881), Westermaier (1883) u. a. gedeutet worden. Für die Richtigkeit dieser Meinung sprechen die Farblosigkeit der Epidermis und der Umstand, daß sie eine zusammenhängende Schicht ist, die in gewissen Fällen mit dem inneren Wassergewebe verbunden ist (vgl. z. B. Velloziaceen; Warming, XI). Besonders ausgebildet ist die Epidermis bei den Gramineen, Cyperaceen, Velloziaceen u. a., die die auf S. 181 erwähnten Gelenkzellen in bestimmten Streifen auf

der Blattoberseite, besonders über dem Mittelnerv, besitzen; es sind Zellen, die größer, namentlich viel höher als die anderen Epidermiszellen sind und die teils bei dem Schließen und dem Öffnen der Blätter eine Rolle spielen (Tschirch, II), teils vielleicht als besondere Wasserbehälter dienen (Duval-Jouve; Volkens, II).

Schleim in den Epidermiszellen haben nicht wenige Wüstenpflanzen, z. B. in der ägyptischen Wüste *Cassia obovata*, *Malva parviflora*, *Peganum Harmala*, *Zizyphus Spina Christi* u. a. (Volkens); bei manchen Arten sind alle Epidermiszellen verschleimt, bei anderen nur ein Teil. Die Entstehung des Schleimes ist nicht überall bekannt; häufig gehört er den Innenwänden der Epidermis an (S. 191). Bei vielen Xerophyten quellen diese so bedeutend, daß der Zellraum nicht mehr als etwa halb so groß wie das Volumen der Wand oder nicht einmal so groß erscheint, z. B. bei *Empetrum*, mehreren Ericaceen, *Loiseleuria procumbens*, ägyptischen *Acacia*- und *Reseda*-Arten, gewissen *Rosa*-Arten (Vesque).

Wasser führende Haare. Haare, die als Wasserbehälter dienen, finden sich z. B. bei mehreren afrikanischen Wüstenpflanzen (*Mesembrianthemum crystallinum*, *Malcolmia Aegyptiaca*, *Heliotropium arboreum*, *Hyoscyamus muticus*, *Aizoon*, einigen Resedaceen etc.; nach Volkens, Henslow, Schinz), bei vielen Chenopodiaceen, z. B. bei *Atriplex coriaceum*, *A. Halimus* (Volkens), *A. (Halimus) pedunculatum* und *portulacoides* (Warming, VI), als Mehlhaare bei anderen Chenopodiaceen (in dem »Mehl« genannten Überzuge) und vielleicht auch bei *Tetragonia expansa* (W. Benecke), *Rochea falcata* (Areschoug) u. a. Sie sind in ihren typischen Formen große, wasserhelle Blasen, die sich über die Epidermis erheben und die im Sonnenlichte funkeln; indem ihr Inhalt allmählich verbraucht wird, trocknen sie ein; bei mehreren Chenopodiaceen, z. B. bei *Atriplex (Halimus)* und (nach Meigen, II) bei *Oxalis carnosa* bilden die eingeschrumpften Haare eine luftführende Decke über der Blattspreite. Ob alle genannten Haare in gleichem Grade als Wasserhaare dienen, muß näher untersucht werden.

Eine höchst merkwürdige Haarform kommt nach Haberlandt (III) auf den Wurzeln eines epiphytischen javanischen Farnes, *Drymoglossum nummularifolium*, vor. Die Haare schrumpfen in der trocknen Zeit ein; das Protoplasma zieht sich auf den Grund des Haares zurück und grenzt sich von dem trocknen Teile durch eine Wand

ab; wenn Regen eintritt, wachsen die Haare in wenigen Stunden aus und sind wieder mit Wasser erfüllt.

Mächtige peripherische Wassergewebe können entweder durch tangentiale Teilung der Epidermiszellen oder durch Bildung von hypodermalem Gewebe entstehen. Sie liegen vorzugsweise auf der Oberseite der Blätter, und wenn sie sich auch auf der Unterseite finden, sind sie hier weniger mächtig. Sie hindern kaum das Licht, wohl aber die Wärmestrahlen am Hindurchtritt, schwächen dadurch die Verdunstung und sind zugleich Wasserspeicher.

M e h r s c h i c h t i g e E p i d e r m e n sind bei Xerophyten häufig, namentlich bei Felsen bewohnenden und bei epiphytischen Arten; es können mächtige Gewebe entstehen, deren Dicke die des Chlorophyllgewebes weit übertrifft, z. B. bei Arten von *Peperomia*, *Begonia*, *Ficus*, Gesneriaceen (Pfitzer, Vesque u. a).

H y p o d e r m a l e s W a s s e r g e w e b e kommt bei anderen Xerophyten vor. In einigen Fällen bildet es nur eine Zellschicht, z. B. bei gewissen Genisteen (Schube), Velloziaceen (Warming), Orchidaceen (Krüger); oder es sind 2—3 Schichten (z. B. bei *Nerium*), in anderen ist es sehr mächtig, wie bei Commelinaceen, Scitamineen und Bromeliaceen. Ein kollenchymatisches hypodermales Wassergewebe findet sich z. B. bei mehreren Kakteen; enge vom Chlorophyllgewebe zu den Spaltöffnungen führende Intercellularräume durchsetzen es.

Tiefer liegende Wassergewebe. Auf verschiedenerlei andere Art kann bei den Xerophyten Wassergewebe auftreten. Folgende Fälle seien hervorgehoben.

a. W a s s e r g e w e b e, das in der Form von L ä n g s b ä n d e r n durch die ganze Dicke des Blattes, von der Epidermis der Oberseite bis zu der der Unterseite, reicht, findet sich z. B. bei einigen Wüstengräsern (Volkens), bei *Phormium tenax*, gewissen Velloziaceen. Streifen von Chlorophyllgewebe, worin die Nerven liegen, wechseln mit den Wassergewebestreifen ab. Ähnliche Längsbänder verbinden bei Velloziaceen namentlich die Epidermis der Oberseite mit den Wasser führenden Gefäßbündelscheiden (Warming, XI).

b. C e n t r a l e s W a s s e r g e w e b e, das in der Mitte des Blattes liegt und ganz von einer dünnen Schicht Clorophyllgewebe umgeben wird, tritt bei sehr vielen Xerophyten auf, die zugleich Saftpflanzen sind, außerdem bei vielen Halophyten. Es kommt vor

bei *Aloe*, *Agave*, *Bulbine*, *Mesembrianthemum*, *Salsola* (Figur bei Areschoug, I), *Atriplex*, *Halogeton*, *Zygophyllum* etc. In blattlosen Stämmen kann Wassergewebe wie in Blättern enthalten sein; Beispiele *Salicornia* und *Haloxylon*.

Wasser- und Chlorophyllgewebe können entweder scharf gegeneinander abgegrenzt sein oder ineinander allmählich übergehen, indem die Zellen nach dem Inneren des Blattes zu weniger Chlorophyll führen (viele Crassulaceen, Kakteen u. a.).

Saftpflanzen (Succulenten, auch »Fettpflanzen« genannt). Pflanzen mit Wassergewebe und reichlichem Schleim führendem Parenchym sind dick und »fleischig«, werden Saftpflanzen genannt und sind Xerophyten, die ein besonders ausgeprägtes Wassergewebe haben. Sie sind gewöhnlich plump gestaltet, vieljährig und gleichen den Kräutern darin, daß sie grüne Stämme haben, die in der Regel eine geringe Korkbildung und eine schwache Verholzung aufweisen; ihre Lebensdauer ist jedoch, wie die der Bäume, oft sehr lang. Ihr Zellsaft ist reich an Schleim, ihre Epidermis meist stark kutinisiert, die Spaltöffnungen sind eingesenkt, etc. Die Succulenten können viel Wasser aufspeichern, geben es aber äußerst langsam ab (trocknen daher sehr schwierig). Die heißesten und trockensten Gegenden sind ihre Heimat.

Man kann zweierlei Succulenten unterscheiden: Stammsaftpflanzen und Blattsaftpflanzen (Goebel, II, 1. Teil).

1. Stammsaftpflanzen. Bei diesen ist der Stamm fleischig und saftig. Bei den ausgeprägtesten Saftpflanzen sind die Blätter unterdrückt oder zu Dornen umgebildet; der Stamm hat dann die Funktion der Blätter als Assimilationsorgan übernommen, und die transpirierenden Flächen der Pflanze sind dadurch sehr verringert worden.

Die ausgeprägtesten Saftpflanzen sind Cactaceae (Amerika), *Stapelia* (Südafrika), *Euphorbia*-Arten (meist afrikanisch). Hieran schließt sich *Sarcocaulon* (Geraniaceae; Südafrika). In den verschiedenen Gattungen kommen eine Reihe Körperformen vor, deren Zweckmäßigkeit Noll (in Flora 1893) nachgewiesen hat: es treten häufig solche Formen auf, die mit einem gewissen Volumen eine sehr kleine Oberfläche verbinden, nämlich Kugeln, Prismen, Cylinder. Ein Schritt zu der Vergrößerung der Oberfläche findet sich in der Form von Leisten, Kämmen, Warzen etc. bei *Mammillaria*, *Echinopsis* u. a.

(Über die Morphologie der Kakteen vgl. Vöchting, I, V; Goebel, II, 1. Teil).

Hier können auch die Luftknollen (Pseudobulbi), die meist bei epiphytischen Orchidaceen vorkommen, genannt werden; sie sind knollenförmige, grüne Stengel, ein- oder mehrgliedrig und tragen ein- oder mehrere Laubblätter; noch lange Zeit nach dem Abfallen der Blätter dienen sie als Wasserspeicher; oft enthalten sie einen schleimigen Saft.

2. Blattsaftpflanzen. Die Stengel sind meist kurzgliedrig, weshalb die Blätter rosettenständig werden, haben aber sonst die gewöhnlichen Formen. Die Blätter sind dick, plump, ungestielt, in der Regel lang und schmal, bei vielen cylindrisch (die Oberfläche von Prismen und Cylindern ist nächst der von Kugeln die kleinste, die es bei gleichem Volumen geben kann); sie laufen oft am Rande und an der Spitze in Dornen aus, sind aber im übrigen gewöhnlich ungeteilt und ganzrandig. Blattrosetten haben z. B. *Agave*, *Aloe*, *Sempervivum*, *Echeveria*, mehrere *Mesembrianthemum*-Arten, epiphytische Orchidaceen u. a.; gestreckte Internodien haben *Sedum*, *Bryophyllum*, *Portulaca* u. a.

Sowohl Stamm- als auch Blattsaftpflanzen sind unter den Halophyten vertreten.

Die Succulenten weichen von anderen Chlorophyll führenden Pflanzen in der Atmung und der Assimilation ab. Die verschiedenen Bauverhältnisse, die der Verdunstung entgegenwirken, verursachen zugleich eine Hemmung der Kohlensäure-Assimilation; bei der Atmung wird nachts nur wenig Kohlensäure, aber viel Äpfelsäure gebildet, und diese wird am folgenden Tage zu Kohlenhydraten verarbeitet.

Der Ursprung der Succulenten soll nach Vesque (IV) folgendem zuzuschreiben sein: 1. der Erwärmung des Bodens, die die osmotische Kraft der Wurzeln vergrößert; die Saftpflanzen können sehr hohe Wärmegrade ohne Schaden ertragen und wachsen besonders auf warmen Felsen; 2) dem Umstande, daß die Nahrung abwechselnd in starken und in schwachen Lösungen zugeführt wird.

Zwischen den Saftpflanzen und den S. 179 ff. genannten wasserarmen Xerophyten giebt es, außer den Unterschieden in der Dicke etc., gewöhnlich physiognomische Verschiedenheiten. Jene sind nämlich in der Regel frischer grün (weil kahl), diese hingegen weiß- oder graufilzig. Es giebt jedoch einzelne behaarte Saftpflanzen,

z. B. *Sedum villosum*. Infolge von Wachsbildung blaugrüne Arten kommen in beiden Gruppen der Xerophyten vor.

Die Zwiebel- und die Knollenpflanzen müssen unter den Xerophyten und zwar neben den Succulenten behandelt werden. Sie sind auf verschiedene Weise angepasst, lange trockne Zeiten auszuhalten. In vielen Fällen sind es nicht nur plastische Vorratsnahrungsstoffe, wie Stärke etc., sondern auch besonders Schleimzellen oder Schleimgewebe, die zu ihrer Fleischigkeit beitragen und teils Baustoffe für die neuen Sprosse sind, teils durch die Wasserspeicherung gegen Eintrocknen schützen. Die Zwiebel- und die Knollenpflanzen wachsen daher besonders in trocknen Gegenden, z. B. in Südafrika und auf den Steppen Asiens (Liliaceae, Iridaceae, Amaryllidaceae u. a.). *Poa bulbosa* ist nach Aitchison »das gemeinste Gras auf den großen Ebenen von Beluchistan« und wird gewiß durch die dicken Blattscheiden, die eine Art Zwiebel bilden, in stand gesetzt, dort zu leben (Henslow). Marloth giebt für die südafrikanischen Zwiebelpflanzen an, daß sie gegen den gewaltigen Druck, den der austrocknende Boden auf sie ausübt, gut ausgerüstet sind, indem sie, z. B. die kapischen *Oxalis*-Arten, teils durch eine harte Schale geschützt werden, teils durch zahlreiche, übereinander sitzende, weiche, feinfaserige Schichten, deren Baststränge außen als steife Borsten zurückbleiben. Einige Knollen sind Stamm-, andere Wurzelknollen. Es giebt in Südafrika viele merkwürdige, teilweise oberirdische Knollen (gewiß Stammknollen), die in blattlosem Zustande von den Steinen, zwischen denen sie wachsen, schwierig zu unterscheiden sind; ein Beispiel ist *Testudinaria Elephantipes*, die durch riesige Korkbildungen gegen Austrocknen geschützt wird. Zu den oberirdischen Knollen gehören auch die knollenförmigen oder doch angeschwollenen Stämme bei gewissen südamerikanischen Bäumen, z. B. bei *Chorisia ventricosa* (Bombacee), *Jaracatia dodecaphylla* (Caricacee), *Jatropha podagrica* (Euphorbiacee) u. a. — (Hier sei erwähnt, daß die von Rob. Hartig ausgesprochene Meinung, das wasserreiche Holz diene bei gewissen Splintbäumen mit flach streichenden Wurzeln, z. B. bei der Birke, als Wasserspeicher, sehr wahrscheinlich zutreffend ist.)

Viele Knollen entstehen sicher durch die vereinigte Beteiligung von Stengeln und Wurzeln und bilden eine Art Übergang zu denen, die nur Wurzeln sind; so die Knollen bei vielen Kräutern und kleinen

Sträuchern der südamerikanischen Savannen (Fig. bei Warming, VIII). Bei *Crocus* und anderen Iridaceen beobachtet man bisweilen helle, spindelförmige, von den Knollen ausgehende Saftwurzeln; solche findet man auch an den Zwiebeln gewisser *Oxalis*-Arten (Hildebrand) und unter den Kakteen z. B. bei *Cereus tuberosus*, deren Sprosse nicht viel Wasser enthalten können und deren Wurzeln knollenförmige, von einer Korkhülle umgebene Saftwurzeln sind. Südafrikanische Xerophyten haben auf den langen Wurzeln viele spindel- oder kugelförmige Knollen, die durch Kork geschützte Wasserbehälter sind; *Elephantorrhiza* hat dicht unter der Erdoberfläche einen solchen Wasserbehälter, der 10 kg wiegt, während der Stengel kaum fußhoch ist; eine *Bauhinia*-Art bildet Knollen von 50 kg Gewicht (Schinz). In Ägypten giebt es *Erodium*-Arten mit Wurzelknollen, die nach Volkens als Wasserbehälter dienen. *Spondias venulosa* hat riesige unterirdische Knollen.

Bei einigen Pflanzen hat man Zwergwurzeln gefunden, die als Wasserbehälter gedeutet wurden (ob mit Recht, ist ungewiß), z. B. bei *Aesculus* und verwandten Pflanzen (J. Klein), bei einigen australischen Coniferen (Berggren); ähnliche bei *Sedum* (Warming, VII).

Die Größe der Wasserbehälter ist nach ihrer Rolle in dem Leben der Arten sehr verschieden; bei einigen müssen sie ohne Unterbrechung monate- oder jahrelang funktionieren, bei anderen nur wenige Stunden des Tages (z. B. bei den Bäumen der tropischen Regenwälder); einige geben ihr Wasser schnell ab, andere langsam. Die Bauverhältnisse müssen damit im Einklange stehen.

Vereinigungen xerophiler Eigenschaften, z. B. morphologischer und anatomischer, kommen gewiß überall vor; einige Eigenschaften setzen geradezu das Vorhandensein anderer voraus, um zu stande zu kommen.

Ferner seien Korrelationen erwähnt. Die eine Eigenschaft führt bisweilen die andere mit sich. Mit Succulenz treten oft zugleich Nebenzellen der Spaltöffnungen auf, die diese schützen, wenn der Pflanzenteil durch Austrocknen einschrumpft (W. Benecke, Bot. Ztg. 1892).

Pflanzen mit Milchsaft. Im vorhergehenden wurde nur wässeriger oder schleimiger Zellsaft behandelt, worin verschiedene Salze gelöst sein können. Es verdienen jedoch solche Pflanzen besonders besprochen zu werden, die in röhrenförmigen Organen (meist in Ge-

fäßen oder in Zellen) eine gewöhnlich weiße »Milch« enthalten. Wozu diese dient, weiß man noch keineswegs; wahrscheinlich hat sie mehr als eine Aufgabe, und eine dürfte die sein, die Pflanzen gegen Austrocknen zu schützen. Dafür spricht, daß solche Milch enthaltenden Organe in den Tropen und besonders in heißen und trocknen Gegenden häufig auftreten, und zwar oft bei Pflanzen, die dünnblättrig sind und anscheinend kein anderes Mittel haben, um das durch Transpiration verlorene Wasser zu ersetzen. Wenn man in unterirdischen Zwiebeln (z. B. bei *Crinum pratense*; nach Lagerheim) Milchsaft findet, so kann dieses gut hiermit übereinstimmen, wenn solche Zwiebeln in einem festen Thonboden wachsen, der in der trocknen Zeit Risse erhält.

Isolierte Wasserzellen; Nervenenden. Die vorhin besprochenen Succulenten haben zusammenhängende Wasser g e w e b e , was das Zweckmäßigste zu sein scheint; die Milchsaft führenden Pflanzen haben lange, röhrenförmige, verzweigte Behälter. Es giebt jedoch noch andere Wasserbehälter. Zunächst sei erwähnt, daß gewisse Pflanzen Zellen haben, die, einzeln oder in Gruppen in das allgemeine Chlorophyllgewebe eingestreut, größer als die anderen Zellen dieses Gewebes, dünnwandig und hell sind; Beispiele sind *Nitraria retusa*, *Salsola longifolia*, *Halogeton*, *Zygophyllum* u. a. in der arabischen Wüste (Volkens, II), *Barbacenia* auf den Bergen Brasiliens (Warming) etc. Es ist für einige Arten nachgewiesen, daß, wenn man einen Schnitt durch das Blatt eintrocknen lässt, jene Zellen zusammenfallen; setzt man dann Wasser zu, so quellen sie sogleich. Dickwandige, gewöhnlich verholzte Idioblasten mit gefäßartigen (schrauben-, seltener netzförmigen) Verdickungen kommen bei vielen anderen Arten auf ähnliche Weise eingestreut vor (Speichertracheïden Heinrichers; Spiralzellen; reservoirs vasiformes von Vesque); sie gleichen den Wasserzellen bei den Velamina der Luftwurzeln (S. 197) und bei *Sphagnum* (S. 168), sind kurz, ziemlich dickwandig, porös, aber nicht durchlöchert und füllen sich mit Luft, wenn das Wasser ausgetreten ist. Sie kommen auf zweifache Art vor: entweder an den Nervenenden, oder ohne Verbindung mit den Nerven. Dieses ist der Fall in den Blättern vieler tropischen Orchidaceen (Krüger), bei *Crinum*-Arten (Tréeul, Magnin, Lagerheim u. a.), *Nepenthes* (Kny), *Sanseviera* (Areschoug), *Capparis* und *Reaumuria* (Vesque), *Salicornia* (Duval-Jouve), *Centaurea* (Heinricher). An den Nervenenden

finden sie sich bei anderen Xerophyten (und Halophyten); sie liegen hier, besonders bei Wüstenpflanzen, als riesige, unregelmäßige Gefäßzellen mit spaltenförmigen oder länglichen Poren über den feinen, blind endigenden Nervenenden in den Laubblättern und sind oft schwierig von den zu den Gefäßbündeln gehörigen Gefäßzellen zu unterscheiden, z. B. bei *Capparis*-Arten, Caryophyllaceen (vgl. Vesque, II, III; Heinricher, II; Kohl; Volkens, II; Schimper u. a.). Die Rolle, die die Gefäße in den Gefäßbündeln spielen, indem sie sich mit Wasser füllen und es wieder abgeben, ohne zusammenzufallen, scheinen auch diese Wasserzellen zu haben.

Parenchymscheiden um Gefäßbündel dienen z. B. bei einigen ägyptischen Wüstenpflanzen (Volkens) und bei Restionaceen (Gilg) als Wassergewebe.

5. Kap. Andere anatomische und morphologische Eigentümlichkeiten der Xerophyten.

Bei einem Teile der Bauverhältnisse der Xerophyten kann niemand an dem Zusammenhange mit der trocknen Umgebung zweifeln, während ihr Nutzen für das Leben der Xerophyten teilweise noch sehr ungewiß ist. Schon früher wurden einige Verhältnisse erwähnt, die vermutlich durch starke Transpiration (starkes Licht, trockne Luft) hervorgerufen werden, so der anatomische Bau des Sonnenblattes (S. 17), namentlich die größere Höhe und die zahlreicheren Schichten des Palissadengewebes in den Sonnenblättern im Vergleiche zu den Schattenblättern, in trockner Luft im Gegensatze zu feuchter Luft (Lothelier, IV, u. a.), die größere Höhe und die engeren Intercellularräume des Schwammparenchyms, die weniger buchtigen Wände der Epidermiszellen und anderes, dessen sicher bedeutenden Nutzen für das Pflanzenleben man noch nicht klar einsieht. Andere Verhältnisse müssen vielleicht als direkt durch die klimatischen Verhältnisse (Stärke der Transpiration) hervorgerufen aufgefasst werden, ohne daß sie eine besondere Rolle als Schutzmittel oder ähnliches spielen. Hierher gehört unter anderem die häufige Verholzung.

Verholzung. Die Xerophyten können nach der Verholzung in zwei Gruppen, in Succulenten und in saftarme Xerophyten geteilt werden. Die ersten sind nur schwach, die anderen

hingegen gewöhnlich sehr stark verholzt. Das Folgende gilt namentlich für die saftarmen Xerophyten.

Das Holz der saftarmen Xerophyten ist dicht und hart, oft zugleich spröde und leicht zerbrechlich. Es ist dem Sommerholze ähnlich, indem die Gefäße und die Zellräume eng sind, und der Grund der Ähnlichkeit ist vermutlich, daß die Entwicklungsbedingungen dieselben sind; die geringe Weite steht in Korrelation mit der schwachen Transpiration, die durch die starke Unterdrückung der Blätter und die ungünstigen Wachstumsverhältnisse hervorgerufen wird (besondere Eigentümlichkeiten der Wüstenpflanzen erwähnt Henslow, I). Einen großen Nutzen scheinen die Pflanzen von diesem Holzbau nicht zu haben, da man kaum annehmen darf, daß die Zellwände als Wasserbehälter dienen können. Jedoch sei daran erinnert, daß verholzte Teile extreme Temperaturen besser aushalten, als wasserreiche und dünnwandige, und daß Bäume starke Feuchtigkeitsschwankungen besser aushalten als Kräuter.

Das mechanische Gewebe wird als Baststränge entwickelt, unter und über den Nerven in den Blättern, unter oder in der Epidermis, und desto mächtiger, je trockner die Standorte sind. Teile des Grundgewebes werden bisweilen in den Stengeln, z. B. bei den Restionaceen (Gilg), als mechanisches Gewebe entwickelt. Steinzellen und Stützzellen werden oft ausgebildet, mehr oder weniger als Idioblasten, in den Chlorophyllgeweben und unter verschiedenen Formen, wonach Vesque (II) die Arten proteoide, oleoide etc. nennt, z. B. in den Blättern von Proteaceen (Jönsson), bei *Rhizophora*, Restionaceen, *Olea Europaea* (lange, wagerecht und senkrecht verlaufende Sklerenchymzellen), *Thea* u. v. a. In mehreren Fällen ist ein Nutzen dieser verdickten und verholzten Zellen augenfällig, nämlich der, das Zusammenschrumpfen, das Zusammenfallen oder das Verschieben des für das Leben wichtigen Chlorophyllgewebes zu verhindern, wenn die Pflanzenteile durch Austrocknen einschrumpfen.

Dornbildungen sind eine andere Form, worin sich die Tendenz der Xerophyten zur Verholzung zeigt. Es ist von alters her bekannt, daß Wüstenpflanzen u. ähnl. sehr dornig sind, steife und dornige oder stechende Blätter, dornige Stengel etc. haben. Solche Pflanzen sind äußerst bezeichnend z. B. für den Scrub Australiens, die Felsensteppen und die Hochebenen Asiens (Theophrasts Phrygana-Vegetation), die Kalahari, Ägypten etc. — Die Dornen

können morphologisch bekanntlich von sehr verschiedener Bildung sein (ganze Blätter und Blattteile, Haare und Stacheln, verholzende Sprosse, sowohl vegetative Sprosse als auch Blütenstiele); man hat zum Teil hiernach verschiedene Lebensformen aufgestellt (Grisebach die der Dornsträucher, Reiter die Distelform).

Dornen werden nach Lotheliers Versuchen durch Trockenheit der Luft hervorgerufen; in feuchter Luft wird dieselbe Art dornenlos, die in trockner Luft an Dornen reich ist, z. B. *Berberis* und *Crataegus*. Daß dornige Pflanzen in der Kultur (auf besserem Boden etc.) oft die Dornen verlieren, ist eine alte Erfahrung (vgl. z. B. Henslow, I, S. 223; Vesque et Viet; Schimper).

Fast von allen, die sich mit den Dornbildungen befasst haben, ist die Meinung ausgesprochen worden, daß, da die Dornen für die Assimilation direkt keine Rolle spielen und doch kaum als ganz unnütze Organe angesehen werden können, sie vermutlich zum Schutze der Pflanzen gegen Tiere dienen (Delbrouck, Marloth, Goebel, Wallace u. a.). Wallace weist darauf hin, daß dornige Sträucher besonders in den Gegenden von Afrika, Arabien und Centralasien vorkommen, die an großen Pflanzenfressern sehr reich sind. Es erscheint ganz gewiß, daß sie in vielen Fällen auf diese Weise Nutzen bringen, z. B. die langen Dornen von *Acacia horrida*, *A. Giraffae* u. a. Arten in den trocknen Gegenden Südafrikas gegen die zahlreichen, umherstreifenden Huftierherden; Marloth macht sogar darauf aufmerksam, daß gewisse Arten sich in besonderer Weise dadurch angepasst haben, daß die längsten und kräftigsten Dornen auf den jüngsten Exemplaren oder den Wurzelsprossen vorkommen, die von den Tieren am besten erreicht werden können, während die späteren Zweige auf hohen Bäumen ganz dornenlos sind. Übrigens beobachtet man Ähnliches bei *Ilex Aquifolium*, deren obere Blätter gewöhnlich dornenlos bleiben, wenn die Pflanze ein hoher Baum geworden ist (Wallace u. a.). Es ist auch klar, daß dornige Pflanzen wegen ihrer Unangreifbarkeit dornenlose besiegen und größere Ausbreitung erlangen können; aber aus allem diesem darf man doch nicht schließen, weder daß die Dornen direkte Anpassungen an Tiere seien, noch daß sie durch natürliche Selektion in einem an Pflanzenfressern reichen Lande aufgetreten seien. Gegen welche Tiere sollen sich z. B. die Kakteen und die Agaven Mexikos und Westindiens jetzt zu wehren haben? Und sollte sich die Erblichkeit diese nutzlosen Teile durch die

unendlichen Zeiträume erhalten haben, seit die Huftiere hier in größerer Menge vorkamen? Kerner (II) nimmt an, das mediterrane Gebiet sei an dornigen Pflanzen deshalb reich, weil es auch an Tieren reich ist, und die Hochgebirge wiesen im Einklange mit ihrer größeren Armut an Tieren keine Dorngewächse auf. Aber die arktischen Länder z. B. werden von vielen Pflanzenfressern, darunter von so großen Formen wie Renntier und Moschusochse, überdies in großen Herden durchzogen, und gleichwohl finden sich hier keine Dornen, offenbar weil die Feuchtigkeitsverhältnisse, hier wie in den Hochgebirgen, die Dornbildung nicht begünstigen. Vgl. unter anderem Warming, VIII*).

Daß andere Dornbildungen bestimmt nachweisbaren Nutzen bringen, ist hingegen sicher, z. B. bei gewissen kletternden Lianen.

Auch in unserem nordischen, feuchten Klima giebt es viele Dornbildungen, deren Nutzen vorläufig unklar ist. Dasselbe gilt von den kräftigen Dornen vieler in den Wäldern des Amazonenstromes lebenden Palmen (*Astrocaryum*, *Bactris* u. a.), die Wallace (Nat. Science, V) erwähnt.

Die physiologischen Gründe, weshalb die verholzten Elemente so kräftig werden, sind noch ziemlich unklar. Doch scheinen starkes Licht und starke Transpiration die Ursachen zu sein. Vesque, Viet, Kohl und Lothelier fanden durch Versuche, daß das mechanische Gewebe mächtiger wird, wenn die Transpiration stärker wird. Stahl, Dufour und Lothelier stellten fest, daß es im Lichte stärker als im Dunkeln wird (auch etiolierte Pflanzen werden sehr schwachstengelig). Umgekehrt zeigen Versuche, daß durch vermehrte Wasserzufuhr die Holzbildung bei Eiche und *Robinia* vermindert wird (Wieler).

Zwergwuchs. Gestrüppe und Polsterpflanzen. Schon S. 30 und 37 ff. wurde erwähnt, daß Wassermangel und starke Transpiration Zwergwuchs hervorrufen können. Wind, Wassermangel und andere ungünstige Wachstumsbedingungen erzeugen auch die Krummholzgestrüppe, die Gestrüppe auf unseren Heiden, die krummästigen Sträucher der Ericaceen, die in Nordostdeutschland als Kusselkiefer bekannte krüppelige Form von *Pinus silvestris*, u. ähnl. Trockner

*) Nachdem Obiges niedergeschrieben worden war, erschien im August 1894 Henslows Arbeit (I), worin er zu demselben Ergebnis kommt, daß die starke Dorn- und Holzbildung eine direkte Anpassung an das Klima ist.

Boden und starke Verdunstung geben den Pflanzen ihr Gepräge, indem sie kurze und kurzgliedrige, gekrümmte Sprosse und Stämme mit spärlicher und unregelmäßiger Knospenbildung hervorrufen; reichliche Feuchtigkeit nebst Wärme bringt lange und gestrecktgliedrige Sprosse hervor. Bei den Gestrüpp- und Wüstensträuchern sind die Zweige und Blätter oft zusammengedrängt, die Verzweigung wird außerordentlich dicht, und die Pflanze im ganzen abgerundet und dicht; Beispiele in der nordafrikanischen Wüste *Achillea fragrantissima*, *Artemisia Herba alba*, *Cleome Arabica* u. v. a. (Volkens), in den Polarländern *Draba alpina* (Figur bei Kjellman, IV, S. 474), *Silene acaulis*, *Saxifraga*-Arten, in den Alpen *Androsace Helvetica* u. a. Die südamerikanischen und alle anderen Hochgebirge zeigen viele Beispiele für diese wie abgebissenen, dicht geschorenen, abgerundeten, festen, ja fast harten, aus Sträuchern und aus Stauden bestehenden Polster, in denen zahlreiche Zweige, Blätter und Blattreste zusammengepackt sind (in Südamerika die beiden Umbelliferen *Azorella* und *Laretia*, *Oxalis*-Arten, Kakteen u. a.). Überall ist der Grund derselbe: Trockenheit, durch einen oder den anderen Faktor hervorgerufen; Henslow hat jedoch mit Recht darauf aufmerksam gemacht, daß Zwergwuchs auch durch kleinen und schlechten Samen erzeugt sein kann. Jene dichte Verzweigung und die Rasenbildung werden für das Individuum dadurch nützlich, daß die jungen Sprosse besseren Schutz gegen die Verdunstung finden; sie schützen einander und werden von den alten Sprossen geschützt, in den subglacialen Gegenden gegen das Austrocknen durch die Winde (S. 224), in den tropischen Wüstengegenden gegen Sonnenlicht und Wind. Eine der merkwürdigsten Polsterpflanzen ist *Raoulia mammillaria* auf Neuseeland.

Rosettenpflanzen. Die Xerophyten haben häufig rosettenblättrige Sprosse, die den erstjährigen Laubsprossen zweijähriger Dikotylen ähnlich sind; man trifft sie in Polarländern, Hochgebirgen, Steppen und Wüsten, bei Epiphyten und tropischen Felsenbewohnern, wie auf S. 27 erwähnt wurde. Diese Kurzgliedrigkeit und die daraus folgenden Blattstellungsverhältnisse können vielleicht nicht überall gleichartig erklärt werden, und der Nutzen ist wohl auch nicht immer derselbe. Bei vielen Bromeliaceen dient die Rosette zu dem Aufsammeln und dem Aufbewahren von Wasser; bei anderen Pflanzen, Agaven z. B., spielt sie vielleicht die Rolle, daß die Blätter eines Rosettensprosses gegen Sonne und starke Transpiration besser ge-

schützt werden. Bei Polar- und Gebirgspflanzen hat der niedrige Rosettensproß wohl zunächst den Vorteil, daß die auf der Erdoberfläche ausgebreiteten Blätter den austrocknenden Winden nicht so sehr ausgesetzt sind, daß sie eine größere Luftwärme genießen und zugleich die Wärme des Bodens besser benutzen können. Daß sie in Wüsten den Tau der Nacht besonders vorteilhaft benutzen können, ist wahrscheinlich. Meigen (II) hebt ferner hervor, daß bei vielen Rosettenpflanzen die einander bedeckenden Blätter »windstille Räume« bilden, die ja die Verdunstung herabsetzen. Rosettenpflanzen passen gut zu einer offenen und niedrigen Vegetation; die nord- und die mitteleuropäischen Weiden, die Alpenmatten und ähnliche Vegetationen sind in der That an niedrigen rosettenblättrigen Stauden sehr reich (Formen wie *Plantago maior*, *Taraxacum officinale*, *Achillea Millefolium*, *Pimpinella Saxifraga*).

Niederliegende Sprosse. Viele Arten, die auf trocknem und warmem, namentlich auf sandigem Boden wachsen, haben niederliegende Zweige, jedenfalls soweit als diese vegetativ sind. Nach S. 26 ist dieses gewiß den Wärmeverhältnissen des Bodens zuzuschreiben.

Xerophyten sind ombrophob (Wiesner, II), d. h. sie scheuen regnerische Klimata. Sie werden gegen den Zutritt von Regen und Wasser durch dieselben Einrichtungen geschützt, die die Transpiration hemmen; das Wasser dringt durch die oberirdischen Organe schwierig in sie ein.

6. Kap. Die xerophilen Vereinsklassen.

Sehr viele physiognomisch verschiedene Pflanzenvereine bestehen aus Xerophyten. Pflanzen, die nach den behandelten, sehr verschiedenartigen Prinzipien ausgerüstet sind, bilden Vereine, die schon aus dem Grunde, daß die Prinzipien so verschieden sind, eine mannigfaltige Physiognomie aufweisen, die aber in nicht geringerem Grade auch darin Unterschiede zeigen, daß einige fast ausschließlich von Thallophyten, andere vorzugsweise von Stauden, wieder andere besonders von Gräsern gebildet werden, während in anderen Succulenten, Sträucher oder Bäume vorherrschen.

Hiernach können die xerophilen Vereine auf folgende Art gruppiert werden, indem es jedoch vorläufig unmöglich ist, eine wirklich natürliche und wohlbegründete Einteilung in Vereinsklassen

vorzunehmen, weil die vorliegenden litterarischen Nachweise zu abgebrochen und unzuverlässig sind, namentlich bei den tropischen Vegetationen.

A. Felsenvegetation. 7. Kap.
Klasse: **Felsenvegetation subglacialer und gemässigter Gebiete.**
» **Tropische, trockne Felsenvegetation.**

B. Subglaciale Vegetation auf losem Boden. 8. Kap.
Klasse: **Felsenfluren.** 9. Kap.
» **Moosheiden.** 10. Kap.
» **Flechtenheiden.** 11. Kap.
(Gras- und Krautmatten).

C. Klasse der **Zwergstrauchheiden** (meist Ericaceen-Heiden). 12. Kap.

D. Sandvegetation (psammophile Vereine). 13. Kap.
Klasse: **Sandstrandvegetation.**
» **Dünenvegetation.**
» **Sandfluren.**
» **Psammophile Gebüsche und Wälder.**

E. **Tropische Wüsten.** 14. Kap.

F. Xerophile Gras- und Staudenvegetation.
Klasse: **Steppen, Prärieen.** 15. Kap.
» **Savannen.** 16. Kap.

G. **Felsenheiden.** 17. Kap.

H. Xerophile Gebüsche. 18. Kap.
Klasse: **Xerophile Gebüsche in kalten und gemässigten Gegenden.**
» **Alpine Gebüsche.**
Klassen: **Tropische Dorn-, Palmen-, Farn-, Bambus-Gebüsche** u. a.

I. Xerophile Wälder. 19. Kap.
Klasse: **Immergrüne Nadelwälder.**
» **Laubwechselnde Nadelwälder.**
» **Xerophile Laubwälder.**
» **Blattlose Wälder.**

Gewisse Eigentümlichkeiten der genannten xerophilen Vereinsklassen gehen mit der Natur der Lebensformen einher. Weil entweder Wasser oder Wärme fehlt, sind Verwesung und Humusbildung

gering, und alle organischen Abfälle vertrocknen oder zerbröckeln. Ausnahmen hiervon machen jedoch einige Vereine nordischer und gemässigter Gebiete.

Die xerophilen Vereine haben namentlich da ihre Heimat, wo die Luft trocken ist, die Niederschläge gering oder auf eine kurze Zeit des Jahres eingeschränkt sind; sie finden sich demnach besonders im Inneren von Ländern, innerhalb hoher Küstengebirge, die die von den Seewinden mitgebrachte Feuchtigkeit aufgefangen haben, und in Hochebenen, oder in Gegenden mit starken Winden, besonders wo der Boden periodisch gefroren oder doch sehr kalt ist. Wenn die subglacialen Vereine gleichfalls hierher gerechnet werden, obgleich Boden und Luft in langen Zeiträumen sehr oft feucht oder sogar naß sind, so geschieht dieses deshalb, weil ihre Bauverhältnisse im ganzen darauf hinzudeuten scheinen, daß sie Perioden mit starker Transpiration aushalten müssen. Diese Vereine sind ziemlich schwierig unterzubringen, wenn man aus ihnen keine besondere Abteilung bilden will.

7. Kap. Felsenvegetation.

An den steilsten Felsen können die losen Verwitterungsmassen nicht liegen bleiben; hier können sich nur solche Pflanzen niederlassen, welche Mittel haben, sich auf dem Gesteine selbst anzuheften, und die wenigen Pflanzen, die in etwaigen Rissen und Spalten des Gesteines festen Fuß fassen können. Daß das Wasser zu den Pflanzen einen schwierigen Zutritt hat, ist klar; das Regenwasser läuft schnell ab und geht verloren; Nebel und Tau spielen daher für die an einen solchen Boden gebundene Vegetation eine weit größere Rolle, als sonst. Es sind zunächst die Feuchtigkeitsverhältnisse und die Wärme der Luft und die Menge der Niederschläge dafür bestimmend, wie relativ üppig die Vegetation wird und welche Lebensformen zur Entwicklung kommen; der Boden spielt in dieser Hinsicht keine oder eine äußerst geringe Rolle. Selbst wenn die Luftfeuchtigkeit groß ist, giebt es kaum eine Gegend, wo sie das ganze Jahr gleichartig ist und nicht periodisch, obwohl für kurze Zeit, auf ein Minimum sinkt; aber die kurze Zeit könnte die Vegetation töten, wenn diese nicht an Trockenheit angepasst wäre. Die Vegetation kann dem ausgesetzt sein, daß die Felsen, denen sie angeheftet ist, durch

die Sonne zu Temperaturen erhitzt werden, die den gewöhnlichen Grenzen des Lebens nahe sind (50—60°; z. B. bei den Pflanzen auf den Kalkbergen Dalmatiens; Kerner); umgekehrt wird die Temperatur nachts sehr tief sinken können, tiefer als bei Pflanzen, die auf anderem Boden wachsen. Die Felsenpflanzen sind mit den Epiphyten ökologisch nahe verwandt und oft identisch.

Es giebt floristisch und physiognomisch nicht geringe Unterschiede zwischen der Felsenvegetation unter hohen Breitengraden und in Hochgebirgen und der in tropischen heißen Gegenden. In jenen Gebieten spielen Flechten, Algen und Moose gewöhnlich eine Hauptrolle, in den tropischen Gegenden Blütenpflanzen. Die ökologischen Unterschiede sind so groß, daß man sicher mehrere Vereinsklassen unterscheiden muß, mindestens zwei, nämlich die an ein kaltes oder gemäßigtes, mittelfeuchtes, und die an ein trocknes Klima gebundene Felsenvegetation.

Die Flechten der Polarländer und der Hochgebirge sind besonders Krustenflechten (*Lecanora, Lecidea* u. a.) und Blattflechten, wovon die schwarzen *Gyrophora*-Arten in den Polarländern gemein sind. Die Moose sind z. B. *Hypnum*-Arten, graue *Grimmia*-Arten, oder *Andreaea*-Arten, schwarzbraune Moose, die auf dem Gesteine dichte Polster bilden und deren Vorkeime zu flachen Krusten auswachsen. Die Farben sind also oft dunkel, schwarz oder grau, bei einzelnen Arten jedoch lebhaft: bei den Flechten *Buellia geographica* und *Xanthoria elegans* grüngelb und gelbrot.

Die Algen können den Fels auf großen Strecken färben; sowohl in dem hohen Norden, als auch in Skandinavien und den Alpen sieht man schwarze Streifen an den Felsen herablaufen und eine Vegetation von Cyanophyceen (*Stigonema*-Arten) anzeigen, die dem gelegentlich herabsickernden Wasser folgt. Die »schwarzen Felsen« in Angola sind so nach Algen benannt, und die kegelförmigen Granitgipfel um Rio de Janeiro werden durch eine kleine Alge braun gefärbt. Die Algen *Trentepohlia iolithus* und *aurea* färben die Felsen rot und gelb. Die Algen heften sich in den meisten Fällen gewiß einfach mit Hilfe der Schleimschichten ihrer Zellwände fest.

Das Gestein ist für viele, wie für die Meeresalgen, wesentlich nur eine Unterlage, aber für andere, namentlich für die Flechten, zugleich ein Nährboden, in den sie mehr oder weniger tief hinabdringen. Die Art des Gesteines spielt für solche Pflanzen eine wich-

tige Rolle; je härter und freier von Spalten es ist, desto schwieriger heften sich die Pflanzen an. Auf dem Ätna findet man nach Schouw prähistorische Lavaströme, die noch keine Vegetation haben; im übrigen wird eine Flechte, *Pterocaulon Vesuvianum*, als die erste Pflanze, die sich auf der Lava niederlässt, genannt. Anderseits werden weiche Gesteine, wie viele Kalkfelsen, leicht bewachsen; die Rhizoiden der Moose und der Flechten, die Fäden der Algen durchbohren und zernagen sie; bei gewissen endolithischen Flechten liegt der ganze Thallus sogar mehrere mm tief in dem Gesteine, nur die Apothecien kommen zuletzt außen zum Vorschein (Bachmann). Großenteils müssen die Felsenpflanzen jedoch ihre mineralische Nahrung aus den Niederschlägen und den vom Winde auf ihnen abgesetzten Staubmassen entnehmen.

Für Saprophyten erscheint der Boden nicht günstig, und doch sollen sich solche einfinden, sobald eine geringe organische Grundlage vorhanden ist. Im Berner Oberlande soll ein Salpeterbakterium auf gewissen Standorten (z. B. auf dem Faulhorn) die Felsen durchsetzen und mürbe machen.

Das von den Felsenpflanzen aufgenommene Wasser stammt fast nur aus den Niederschlägen. Die meisten genannten Pflanzen können offenbar durch die ganze Oberfläche Wasser aufnehmen; Vorrichtungen zum Wasseraufsammeln haben viele Moose in ihrem Rhizoidenfilze oder (gewisse Lebermoose) in eigentümlichen, hohlen Blättern (S. 198).

Die Felsen können in kalten und gemäßigten Klimaten in Spalten und zwischen den Moosrasen ferner verschiedene Blütenpflanzen und Farne tragen, darunter auch Succulenten (besonders Crassulaceen wie *Rhodiola rosea* und *Sedum*-Arten), oder Pflanzen mit kleinen, dicken, dachziegeligen Blättern wie *Saxifraga oppositifolia* oder *Silene acaulis*, oder Pflanzen mit trocknen, lederartigen Blättern wie *Diapensia* u. a., oder Rosettenstauden wie *Papaver nudicaule*, *Draba*-Arten u. a. Pflanzen, die auf Felsenfluren und Heiden in größerer Menge auftreten. Je wärmer und trockner das Klima wird, desto mehr werden Moose, Flechten und Algen zurückgedrängt, während die Zahl der Blütenpflanzen, die sich in den Spalten der Felsen und auf ihren kleinen Vorsprüngen anheften, zunimmt und ganz andere Familien als in jenen Gegenden auftreten. Auf den Felsen der Kalkalpen, zwischen dem Gesteine ihrer »steinernen Meere«, in den Gebirgen der Herzegowina etc. findet man häufig weißwollige

Cerastium-Arten, steife Rasen von *Arenaria*-Arten, ferner Arten von *Veronica*, *Alchemilla*, *Saxifraga* etc.: Arten, die niedrige, dichte Rasen, kleine, steife Blätter, kräftige Epidermen, Behaarung und viele andere Anzeichen einer xerophilen Natur besitzen. Schon in den niedrigeren Zonen der Alpen werden *Sempervivum*- und *Sedum*-Arten zahlreicher, und gehen wir zu den echten tropischen, von der Sonne beschienenen und durchwärmten Felsen, so sehen wir zwar noch z. B. einige Krustenflechten gedeihen, aber die Menge der Saftpflanzen und der anderen xerophilen Blütenpflanzen wird größer: wir finden sowohl Rosettenpflanzen, z. B. Agaven, Bromeliaceen, Velloziaceen und *Yucca*-Arten in Amerika, *Aloe*, *Dracaena*, *Mesembrianthemum*, *Aizoon*, *Sempervivum*, *Cotyledon* und andere Crassulaceen, oder *Senecio (Kleinia)* in Afrika, unter anderem auf den Kanaren (Christ), als auch Stammsaftpflanzen wie die Euphorbien in der alten Welt und die Kakteen in der neuen. Neben diesen Pflanzen findet man grauhaarige, kleine Sträucher, nämlich *Croton*-Arten, wohlriechende *Lippia*-Arten (Verbenaceen), kleine Pflanzen mit fleischigen Blättern wie *Peperomia*, *Pilea* und *Pedilanthus*, ferner knollentragende Orchidaceen etc.

Viele dieser Pflanzen scheinen fast darauf angewiesen zu sein, von der Luft zu leben, und doch erreichen sie eine bedeutende Grösse; die »saftstrotzenden Prachtpflanzen« hängen von den scharfkantigen, festen Felsen anscheinend rein oberflächlich herab; aber in Wirklichkeit senden sie ihre Wurzeln in die Spalten und holen aus diesen das kapillar festgehaltene Wasser; »ihre strickähnlichen Wurzeln laufen unglaublich tief in das feuchte Innere des Felsens hinein«. (Christ). Zu gewissen Zeiten, besonders in dem kurzen Frühjahre, schmücken sie die braunen oder grauen Felsen meist mit bunten Blüten.

Alle diese höher stehenden Felsenpflanzen haben außer der Fähigkeit, trockne Zeiten auszuhalten, die auf den vorhin besprochenen Bauverhältnissen beruht, eine andere gemeinsame Eigentümlichkeit, die von der Art des Bodens abhängt: Die Dikotylen haben eine ausdauernde primäre Wurzel, die in Felsenspalten eindringen kann, und gewöhnlich keine Beiwurzeln; auch die Monokotylen sind an eine einzelne Stelle (eine Felsenspalte) gebunden und können auf vegetativem Wege nicht wandern. Gestrecktgliedrige Wanderrhizome oder Ausläufer sind natürlich ausgeschlossen.

An Örtlichkeiten der Tropen, wo die Luft feucht ist, also z. B.

auf Felsen in Wäldern und in den feuchten Gebirgsthälern, wo der Nebel oft über dem Boden schwebt, kann man ebenso wie in gemäßigten, feuchten Gegenden eine Vegetation antreffen, die von der vorhin besprochenen trockner Felsen durch ihre dichten, grünen Moospolster abweicht, zwischen denen sich auch kleine Farne und Blütenpflanzen mehr oder weniger von xerophilem Bau ansiedeln können.

Wie viele Vereinsklassen hier aufgestellt werden können, muß die Zukunft lehren.

8. Kap. Die subglacialen Vereine auf losem Boden (Kap. 9—11).

Die Naturverhältnisse, worunter sich die gleich unterhalb der Schneegrenze in den Polarländern und den Hochgebirgen folgende Vegetation entwickelt, die man wegen vieles Übereinstimmenden als subglaciale Vereine zusammenfassen kann, sind folgende (vgl. z. B. Kerner, II).

1. Die Temperatur ist im ganzen niedrig und nimmt in den Gebirgen je auf 100 m Steigung um 0,6° ab. Hauptsächlich die Wintertemperaturen sind oft sehr niedrig (namentlich in den Polarländern), besonders für die nicht von Schnee bedeckten Pflanzen. Die spezifischen Nullpunkte der Arten müssen im ganzen tief liegen. Diese bestimmte Abnahme der Wärme ruft gewisse Höhen- und Breitengrenzen der Arten und gewisse Schneegrenzen hervor (örtliche Verhältnisse, wie Neigungsrichtung etc. greifen in hohem Grade ändernd ein; vgl. S. 92 ff.). In der Vegetationszeit können starke Temperaturveränderungen vorkommen, auch Fröste und Schneefälle, welche die Entwicklung hemmen und auf die Pflanzenformen einwirken.

2. Die Vegetationszeit ist sehr kurz (1—3 Monate) und wird gewöhnlich durch die starke Abkühlung, die durch das Schmelzen von Schnee und Eis und das Verdampfen von Wasser entsteht, weiter verkürzt. In den östlichen Alpen beträgt die Vegetationszeit an der äußersten Grenze der Blütenpflanzen (ungefähr bei 3300 m) und an ungünstigen Stellen nur etwa einen Monat.

3. Genügende Feuchtigkeit ist in der Vegetationsperiode zeitweise sowohl in der Luft als auch im Boden vorhanden. Es kann Überfluß an Regen und Nebel herrschen und viel Schnee fallen; das geringste Fallen der Temperatur kann eine Verdichtung des Wasserdampfes verursachen, und geschmolzenes Schneewasser befeuchtet

vielleicht in der ganzen Vegetationszeit den Boden. Dieser ist deshalb kalt, und die Wurzelthätigkeit wird dadurch herabgesetzt. Übrigens nimmt die Regenmenge in den Gebirgen nur bis zu einer gewissen Höhe zu, darüber hinaus aber ab; diese Höhe ist je nach den Orten und den Jahreszeiten verschieden, und trotz häufiger Wolkenbildung ist die Luft in den großen Höhen im allgemeinen sehr trocken. Die Polarwinde enthalten gleichfalls nur geringe Feuchtigkeit, nämlich wegen ihrer Kälte (im Winter fand die Polaris-Expedition nur etwa 50 % Luftfeuchtigkeit, je nördlicher, desto weniger). Die Verdunstung ist auf den Gebirgen wegen des niedrigen Luftdruckes immer größer. Daß es lokal, z. B. wo warme und kalte Wasserströmungen zusammentreffen, unter hohen Breiten viel Luftfeuchtigkeit und Nebel geben kann, ist zwar richtig (Bonnier, V); aber in der Regel herrscht im hohen Norden, namentlich im Winter, große Lufttrockenheit. Starke Lufttrockenheit kann in den Hochgebirgen plötzlich eintreten und wegen der dünnen Luft und des intensiven Sonnenlichtes sogar sehr stark werden. Periodisch kann in der Luft und im Boden große Trockenheit herrschen, weshalb die Vegetation xerophil werden muß, selbst wenn die trocknen Zeiten nur wenige Stunden dauern. Die Vegetation der Hochalpen kann bisweilen triefend naß stehen, so daß sich das Wasser aus den Moosrasen auspressen lässt, aber wenige Stunden später, nachdem trockner Ost- oder Südwind geweht hatte, so trocken sein, daß sie unter den Füßen knarrt. Ähnliches gilt für gewisse Stellen in den Polarländern.

4. L u f t b e w e g u n g e n sind sehr häufig und sehr stark, und oft wehen sehr trockne Winde; nach Meyen ist der Wind in den Anden bisweilen so trocken, daß die Haut springt, Blut hervortritt und man nur in wollenem Anzuge reisen kann. Der Wind trocknet dann die Pflanzen aus, und selbst wenn sie in Wasser wachsen, wird dessen Kälte die Wassererneuerung hemmen; die Pflanzen müssen sich gegen das Austrocknen schützen.

5. Das Leben erwacht zu einer Zeit, wo der Tag lang ist, selbst in den Alpen z. B. schon 14—16 Stunden, in den Polarländern viel länger dauert. Diese lange Beleuchtung hemmt vermutlich das Wachstum.

6. Die Intensität der S o n n e n s t r a h l e n wächst mit der Höhe über dem Meere und ist in den Hochgebirgen wegen der dünneren und trockneren Luft und der schwächeren Luftschicht,

welche die Sonnenstrahlen zu durchlaufen haben, sehr groß. Die Stärke der Sonnenstrahlen ist z. B. auf dem Montblanc nach einer Berechnung um 26 % größer als in Paris. Die Temperatur kann in den Hochgebirgen in der Sonne 34° C. höher als im Schatten, auch die Wärme des Bodens viel größer als die der Luft, und der Unterschied zwischen der Bodenwärme am Tage und in der Nacht viel größer als in tieferen Gegenden sein. Die Sonnenwärme weckt die Sprosse zu Leben und Wachstum in einer Zeit, wo der Boden noch sehr kalt ist. In den Polarländern sind Licht und Wärme geringer, wirken dafür aber mit geringeren Unterbrechungen; der Unterschied zwischen Tag- und Nachttemperatur wird verwischt. Das starke Licht am Tage und die Kälte in der Nacht arbeiten in den Hochgebirgen dem Wachstum entgegen; das andauernde, obgleich bedeutend schwächere Licht und die im ganzen niedrigen Temperaturen der Polarländer haben dieselbe Wirkung. Diese Umstände bringen Zwergwuchs hervor.

Die behandelten Naturverhältnisse wirken in mehrfacher Weise auf die Vegetation ein.

A. Lebensdauer und Entwicklung der Pflanzen.

1. Die allermeisten sind mehrjährig, Kräuter oder Zwergsträucher. Bäume und höhere Sträucher fehlen. In den nördlichen Polarländern sind einjährige Arten *Koenigia Islandica* (Polygonacee), wahrscheinlich auch *Gentiana*-Arten (*G. nivalis*, *serrata* etc.) und *Pleurogyna*; einige wenige andere (*Draba crassifolia* etc.) jedoch sind wahrscheinlich zweijährig. In den Alpen kommen mehrere *Gentiana*-Arten vor, die jedenfalls nur einmal blühen (als einjährig werden z. B. auch *Euphrasia*-Arten aufgeführt; aber diese und ähnliche Halbparasiten sind nicht zu berücksichtigen, weil ihre Lebensbedingungen ganz andere sind). Bonnier und Flahault geben für die Westalpen folgende Stufenfolge an, womit sich die Dauer ändert: Die Anzahl der einjährigen Arten ist zwischen 200 und 600 m über dem Meeresspiegel 60%, bei 600—1800 m 33% und über 1800 m nur 6% (Kerner giebt für Tirol übereinstimmend 4% an, während in den Thälern ungefähr gleich viel ein- und mehrjährige Arten vorkommen); für verschiedene Breiten geben sie an: 45% bei Paris (49° n. Br.), 30% bei Christiania (fast 60° n. Br.), 26% bei Listad in Norwegen (61°40′ n. Br.). Einige Arten sind im

Tieflande einjährig, im Gebirge mehrjährig, z. B. *Arenaria serpyllifolia*, *Poa annua* (Kerner, II; Bonnier); oder einjährige Tieflandarten werden im Hochgebirge durch mehrjährige Arten vertreten, in den Alpen z. B. *Draba verna* durch *D. laevigata*, *Viola tricolor* durch *V. lutea* etc.

Die Gründe für diese Verhältnisse sind in der kurzen Vegetationszeit und der geringen Wärme zu suchen (S. 24). Die einjährigen Arten blühen, wenn die Wärme am größten ist; ihre Samen müssen bei abnehmender Wärme, unter ungünstigen Verhältnissen, reifen und werden daher leicht unfruchtbar. Möglicherweise sind mehrere einjährige Arten dadurch in mehrjährige verwandelt worden, daß der Samenansatz verhindert wurde und die Vegetationsorgane in Korrelation hiermit kräftiger wurden oder länger dauerten.

2. Die Entwicklung beginnt zwar spät, geht aber in der Vegetationszeit sehr schnell vor sich. Der Frühling bricht namentlich in den Polarländern eilig herein. Pflanzen, die in der Ebene zu den spät blühenden gehören, blühen in den Alpen früher, obgleich sie sich weit später entwickeln. Die Entwicklungszeit mancher Arten ist (gewiß unter der Einwirkung der Winterkälte) im ganzen viel kürzer als anderswo (unter hohen Breitengraden werden »früh reife« Varietäten hervorgebracht, z. B. von der Gerste in dem nördlichen Norwegen).

3. Die subglacialen Arten sind im ganzen Frühlingspflanzen, d. h. sie blühen sehr früh, bevor die Laubblätter ganz entwickelt sind; einige blühen sogar schon unter dem Schnee (*Soldanella*, *Primula acaulis*, *Crocus vernus* u. a.); dieses beruht darauf, daß die Blüten in dem Jahre vor dem Blühen angelegt werden. Dadurch wird erreicht, daß die Blüten eher Bestäuber finden (?) und daß die kurze Vegetationszeit zu dem Reifen der Samen ausgenutzt werden kann, das wohl sonst aus Wärmemangel kaum hätte stattfinden können (Ausnahmen bilden z. B. Compositen, die in wenigen Wochen ihre Früchte reifen können).

4. Vermehrung auf vegetativem Wege spielt in dem Leben gewisser Arten sicher eine große Rolle, vielleicht als Ersatz für den fehlenden Samenansatz oder den Verlust der Blütenbildung (*Saxifraga cernua*, *S. stellaris* f. *comosa*, *S. flagellaris*, *Polygonum viviparum*, vivipare Gräser). An vielen Standorten sind die Lebensbedingungen jedoch so schlecht, daß der Boden von Pflanzen durch-

aus nicht bedeckt wird und daß diese einzeln zerstreut, mit großen Abständen voneinander, stehen.

B. Bauverhältnisse.

1. Die meisten Sprosse sind oberirdisch: es geht dann weder Zeit noch Nahrung mit dem Durchbrechen des Bodens verloren. Die Sprosse leben gewöhnlich länger als ein Jahr und entwickeln zuerst eine Reihe von vegetativen Jahressprossen, bevor sie blühen; eine lange Ernährungsarbeit muß dem Blühen vorausgehen, dem das letzte Jahr gewidmet wird.

2. Die Sprosse sind ferner bei einem Teile der Arten, bei Kräutern und Zwergsträuchern, immergrün; dieses hat den Nutzen, daß günstige Temperatur und Beleuchtung das ganze Jahr sogleich ausgenutzt werden können (S. 24). Die überwinternden Laubblätter sind jedenfalls bei einigen Arten reich an Nahrung, die im Frühjahre verbraucht wird, wonach sie verwelken. Kerner vergleicht die kurzen, rosettenblättrigen Sprosse von *Saxifraga*-Arten u. ähnl. recht treffend mit oberirdischen Zwiebeln. Die verwelkten Blätter bleiben lange sitzen (S. 85).

Echte Zwiebel- und Knollenpflanzen sind sehr selten (in den Alpen z. B. *Lloydia serotina*, *Chamaeorchis alpina*), vielleicht weil mit umständlicher Sprossentwicklung keine Zeit verloren gehen darf. In den andinen Felsenfluren (Punas) sollen jedoch viele Pflanzen mit unterirdischen Reserveorganen vorkommen. Die allermeisten Dikotylen haben eine vielköpfige, kräftige primäre Wurzel und bilden keine Beiwurzeln (Typen sind *Silene acaulis*, Arten von *Arenaria*, *Draba*, *Dryas*, *Saxifraga oppositifolia* u. a.).

Kräuter mit wagerecht wachsenden, wurzelschlagenden, ober- oder unterirdischen Sprossen und Zwergsträucher mit unterirdischen Sprossen (Beispiele die polaren Weiden) sind selten.

3. Äußerst bezeichnend ist der Zwergwuchs, der durch die auf S. 288 ff. unter 1—5 erwähnten, das Wachstum hemmenden Verhältnisse verursacht wird (vgl. auch S. 25, 39, 55) und der sich namentlich in folgendem zeigt. Die Laubblätter sind klein, und viele Arten haben abgerundete, mehr oder weniger ganzrandige Formen; selbst bei den Moosen werden sie bei derselben Art kürzer und relativ breiter, als auf anderen Standorten; die Laubblätter anderer Pflanzen hingegen sind linealisch, so daß diese (z. B. *Sagina*-Arten) moosähnlich werden. Die vegetativen

Sprosse sind kurz und kurzgliedrig, oft rosettenblättrig, während die blütentragenden mehr oder weniger schaftartig entwickelt sind und kleine, hochblattartige Blätter tragen. Alpine Arten weichen daher von den verwandten oder den parallelen Tieflandarten in der Tracht oft bedeutend ab (z. B. *Artemisia nana* von *A. campestris*, *Aster alpinus* von *A. Amellus*; Bonnier, IV). Bisweilen sind die Sprosse jedoch lang, aber niederliegend und dem Boden dicht angedrückt. Die verholzenden Arten haben verbogene, gekrümmte und gedrehte Sprosse, die oft spalierförmig über dem Boden liegen (*Betula nana*, *Juniperus*, *Empetrum* etc.; vgl. S. 26, 39, 55, 82).

4. Man kann sehr oft beobachten, daß dieser Zwergwuchs nur beim Ernährungssprosse vorkommt, während Blüte und Frucht im Hochgebirge dieselbe Größe wie im Tieflande haben (vgl. z. B. Bonnier, IV). Wenn angegeben wird, daß die Blüten dort sogar größer würden, so ist dieses sicher nur eine subjektive, nicht auf Messungen gestützte Auffassung, die vielleicht gerade durch die Kleinheit der Vegetationsorgane veranlasst wird.

5. Die Richtung der Blätter kann anders sein, als auf anderen Standorten derselben Pflanzenart; sie werden mehr aufrecht, angedrückt und konkav (vgl. z. B. die Figuren von *Juniperus* und *Lycopodium* bei Warming, V) und sind bei einigen Arten immer aufwärts bis vertikal gerichtet (bei Arten von *Juncus*, *Eriophorum*, *Kobresia;* auf den Paramos bei Umbelliferen mit *Juncus*-ähnlichen Blättern, nämlich bei *Ottoa oenanthoides* und *Crantzia linearis*, nach Goebel).

6. Polster, Rasen. Die Verzweigung ist oft sehr dicht, was gewiß teils den kurzen und kurzgliedrigen Sprossen, teils den austrocknenden Winden zuzuschreiben ist, welche die jüngsten Zweigspitzen töten und unregelmäßige und stärkere Entwicklung von Seitensprossen hervorrufen (S. 27, 39). Auch der Umstand, daß viele Arten endständige Blüten haben, kann hierbei eine Rolle spielen (Reiche). Dadurch erhalten viele Arten eine sehr niedrige und dichte, gewölbte, oft halbkugelförmige Rasen- oder Polsterform, die nicht nur für Blütenpflanzen, sondern auch für Moose bezeichnend und die sehr augenfällig ist, wenn man die subglacialen Arten mit den parallelen oder den verwandten Tieflandarten vergleicht. Die Dichtigkeit der Rasen wird dadurch vergrößert, daß die alten, toten Pflanzenteile

(Blätter etc.) lange sitzen bleiben, ohne zu verwesen (vgl. S. 23, 85). Diese dichten Polster, die in den Hochgebirgen Südamerikas in typischen Formen (bei *Azorella* u. a.) auftreten, können gegen Austrocknen unter anderem dadurch schützen, daß ihre alten und dichten Massen sehr begierig Wasser aufsaugen und festhalten, daher wohl auch wegen der hohen spezifischen Wärme des Wassers länger warm bleiben, wenn sich die Umgebung abkühlt (Goebel; Meigen II).

7. Da hohe Pflanzen fehlen, entwickeln sich keine kletternden und windenden Arten.

8. Dornen und Stacheln fehlen bei den subglacialen Pflanzen fast ganz; die *Rosa-* und *Rubus*-Arten haben keine Stacheln. Dieses muß wohl der großen Feuchtigkeit, die in der Entwicklungszeit herrscht, zugeschrieben werden.

9. Blattbau. Der xerophile, namentlich durch die unter 3 und 4 (S. 218 ff.) genannten Verhältnisse hervorgerufene Bau offenbart sich zunächst bei den mehrjährigen immergrünen Laubsprossen in folgendem: Die Blätter sind meist lederartig, steif und stark glänzend (kutinisiert), z. B. bei *Loiseleuria procumbens, Globularia cordifolia*, oder sie sind dick und saftig (Arten von *Saxifraga*, *Sempervivum* u. a.), oder sie haben eine mehr oder weniger dichte Bekleidung von Deckhaaren (*Rhododendron*, *Draba*-Arten, *Cerastium alpinum*, *Espeletia*, *Culcitium* etc.). Seltener scheinen sie blau bereift zu sein. Die Spaltöffnungen sind oft in Furchen, oder unter zurückgerollten Blatträndern, oder unter Deckhaaren verborgen (*Cassiope tetragona*, *Ledum palustre* f. *decumbens* u. a. Ericaceen, *Empetrum*, *Dryas* etc.). Die nur im Sommer grünen Blätter haben diesen xerophilen Bau nicht oder in geringem Grade.

Der Blattbau der alpinen Pflanzen ist von Leist, Wagner und Bonnier untersucht worden. Die beiden letzten Forscher stimmen in ihren Ergebnissen im ganzen überein; diese sind folgende, wenn man die alpinen Blätter mit denen entsprechender Tieflandpflanzen vergleicht. Die alpinen Blätter sind durch ein mehr entwickeltes Palissadengewebe an eine stärkere Assimilation angepasst, weshalb ihre Blätter durchgehends (um $^1/_6$—$^1/_5$, bisweilen sogar um $^1/_3$) dicker als die der Tieflandpflanzen sind, und zwar im Verhältnis zu der Größe der Fläche, oft auch absolut. Sie sind stets dorsiventral und wegen größerer Intercellularen lockerer gebaut. Sie haben auf beiden Seiten viele Spaltöffnungen, aber besonders auf der Oberseite, bis-

weilen hier viel mehr als auf der Unterseite. Die Schließzellen liegen in dem Niveau der Epidermis-Oberfläche, die vorhin besprochenen überwinternden Blätter ausgenommen. Wagner meint, daß die Alpenpflanzen eine größere Assimilationsenergie brauchen, weil der Kohlensäuregehalt der Luft geringer sei (vgl. jedoch S. 12 und den sogleich zu besprechenden arktischen Blattbau) und die Vegetationszeit kürzer sei; dazu komme, daß die Lichtstärke, der die Alpenpflanzen ausgesetzt sind, größer sei und die weniger brechbaren Strahlen zahlreicher seien.

Bonnier (V) verglich bei 19 Arten Blätter von Spitzbergen und Jan Mayen mit solchen aus den Alpen und kam zu den folgenden, gewiß zu allgemein ausgedrückten Ergebnissen. Das arktische Blatt ist dicker und fleischiger, hat ein lockereres, an großen Lufträumen reicheres Mesophyll, dessen Palissadengewebe schwächer ausgebildet ist und abgerundete Zellen aufweist, und eine dünnere Kutikula (bei den immergrünen Arten jedoch kaum dünner; Börgesen). Dieser Bau wird nach ihm dadurch verursacht, daß die Luftfeuchtigkeit (vgl. S. 219) in den Polarländern mit der Breite zunimmt, während sie in den Hochgebirgen von einer gewissen Höhe über dem Meere an abnimmt, und daß die Alpenpflanzen in einer gewöhnlich nebelfreien Luft mit oft wechselnder, am Tage sehr starker Beleuchtung, die Polarpflanzen hingegen fast beständig in Nebel oder in einem wenig starken Lichte leben. Diese Erklärung steht im Einklange mit Versuchen, die Lothelier (I, IV) und Bonnier mit Pflanzen in feuchter und in trockner Luft anstellten, und mit Versuchen Bonniers an Pflanzen in dauernder (elektrischer) Beleuchtung. Das wenig starke Licht scheint jedoch von größerer Bedeutung zu sein als die Nebel, die, bei hinlänglicher Entfernung von den Küsten, in den Polarländern kaum häufiger sind als in den Alpen. Diese Ergebnisse Bonniers stimmen mit den älteren Untersuchungen von Th. Holm (I) und den neueren von Börgesen überein.

10. Aromatische, wie auch bittere und harzartige Stoffe werden in den Polarländern nur in geringer Menge entwickelt, in den Hochgebirgen aber jedenfalls häufiger. In den Anden z. B. sind kleine Compositen mit solchen Stoffen (nach Meyen) viel häufiger als in der verwandten Flora des Tieflandes. Dieses wird vermutlich durch das stärkere Licht verursacht. Die Blüten der Hochgebirge sind

gewiß durchgehends weit wohlriechender als die der Polarländer.

11. Farbe. Die Laubblätter werden nach Bonnier mit wachsender Höhe (und Breite?) oft tiefer grün; sie bilden mehr Chlorophyll, wodurch sie eine größere Assimilationsenergie erhalten und ihre geringe Größe ersetzen. Bonnier (IV) bemerkt, daß es ein Optimum der Höhe gebe, in welchem die Blätter den tiefsten Ton des Grünes erreichen. Roten Zellsaft (Anthocyan) findet man in den Hochgebirgen oft; er wird von einigen als ein Schutz gegen das intensive Sonnenlicht angesehen.

Die Farben der Blüten werden in größerer Höhe über dem Meere und unter höheren Breiten tiefer und reiner. Die gesättigten, reinen Farben namentlich von Enzianen, Glockenblumen, Potentillen etc. in den Alpen, von *Mimulus*, *Lupinus*, *Sida* u. a. in den Anden sind bekannt. Besonders findet man viele weißblütige Arten in den subglacialen Gegenden stärker rot, als in tiefer liegenden; nach Blytt sind z. B. die Blüten von *Achillea Millefolium*, *Trientalis, Carum Carvi* und die Hüllblätter von *Cornus Suecica* in den Gebirgen Norwegens oft stärker rot als im Tieflande. Der subjektive Eindruck spielt gewiß auch eine Rolle: die Blütenfarben erscheinen auf den niedrigen Pflanzen, die oft in einer unfruchtbaren Umgebung wachsen, stärker; aber Bonnier und Flahault haben durch Vergleiche mit Farbenskalen gefunden, daß die Farben wirklich tiefer sind. Dieses muß dem in den Gebirgen starken, in den Polarländern lange andauernden Sonnenlichte zugeschrieben werden.

Subglaciale Vereinsklassen. Man muß die vielen verschiedenen Vereine, die hierher gehören, zu mehreren Klassen stellen, mindestens zu folgenden, die vielleicht weiter zu teilen sind: zu den Felsenfluren, den Moosheiden (Moostundren), den Flechtenheiden (Flechtentundren) und den Gras- und Krautmatten. Diese Matten können am besten unter den Mesophytenvereinen behandelt werden. Ferner schließen sich die Zwergstrauchheiden hier an, die jedoch nicht zu den subglacialen Vereinen gerechnet werden dürfen.

9. Kap. Felsenfluren.

Für die Felsenfluren (dänisch Fjældmarker) ist am meisten bezeichnend, daß die Pflanzen niedrig sind (Zwergwuchs zeigen) und daß der

Boden von Pflanzen durchaus nicht bedeckt ist. Ein Individuum steht hier, ein anderes da; zwischen ihnen sieht man den nackten, kiesigen, steinigen, sandigen oder thonigen Boden, der demgemäß die Farbe der Landschaft bestimmt. Pansch und Hartz sahen in Ostgrönland Gegenden, die so nackt waren, daß sie kaum ein Moos oder eine Flechte fanden. Der Grund für diese Armut an Individuen liegt gar nicht oder wenig in der Art des Bodens, denn dieser enthält sicherlich hinreichend Nahrungsstoffe und Wasser, und es könnte sich gewiß eine kräftige Vegetation auf ihm entwickeln, wenn genügende Wärme vorhanden wäre. Zwischen dem Klima und der Dichtigkeit der Vegetation muß offenbar ein gewisses konstantes Verhältnis bestehen, so daß nicht mehr Samen oder andere Vermehrungsorgane keimen oder gebildet werden, als gerade für die nun einmal vorhandene Vegetation hinreichen. Humus entsteht kaum, dazu sind der Pflanzenwuchs zu dürftig und die Zersetzungsprozesse zu schwierig. Die subglacialen Arten (und die Felsenpflanzen) können als Pioniere der Pflanzenwelt betrachtet werden, weil sie von andern Pflanzen oder Tieren am wenigsten abhängen. Auf dem Übergange zur Zwergstrauchheide treten unter den zahlreicheren Zwergsträuchern Rohhumusbildungen auf.

Als ein anderes Merkmal können die vielen Sporenpflanzen hervorgehoben werden. Es sind besonders Flechten und Moose — jedenfalls in den meisten Felsenfluren, namentlich in nordischen und arktischen; dieses erklärt sich dadurch, daß diese Pflanzen bei den niedrigen Temperaturen gedeihen können. Ihre Menge ist jedoch je nach den Standorten verschieden, teilweise gewiß nach der Natur des Bodens; auf Schiefer soll im Norden die Anzahl der Blütenpflanzen größer, als die der Moose und Flechten, und die Vegetation mannigfaltiger sein; umgekehrt auf Urgebirge, wo die Vegetation in Flechten- und Moosheiden übergeht. Aber außer diesen Sporenpflanzen trifft man höhere Pflanzen an, sowohl Kräuter als auch Zwergsträucher. Die Blütenpflanzen haben meist Polster- oder Rasenform, eine ausdauernde, kräftige primäre Wurzel (die Wurzel oder das Rhizom ist vielköpfig); die Blätter der Kräuter bilden gewöhnlich am Boden eine Rosette. Die Zwergsträucher sind meist immergrün.

Der Boden ist verschieden; im allgemeinen kann er in den Polarländern und in vielen Hochgebirgen gewiß als älterer oder jüngerer Moränengrus bezeichnet werden, und selbstverständlich

nähert sich die Vegetation auf Boden, der an Steinen reich ist, der Felsenvegetation. Anderswo überwiegen Thon und Sand die Steine und den Grus. Nach diesen Bodenverschiedenheiten können Vereinsklassen gewiß nicht unterschieden werden.

Die Felsenfluren findet man in den höchsten und ungastlichsten Gegenden der Hochgebirge und sehr weit nach Norden, bis zu dem »ewigen« Schnee und Eis. Die Flora kann recht gemischt sein, oder ist dieses wohl sogar meistens, indem keine einzelne Art vorherrscht. Die Arten und die Gattungen weichen in den verschiedenen Teilen der Erde sehr voneinander ab.

Die **arktische** Felsenflur trifft man rings um den Nordpol, in dem nördlichsten Nordamerika, in Sibirien, Nordeuropa, Grönland, auf Island (wo sie wohl im allgemeinen Melur, im Plural Melar, genannt wird; vgl. Stefansson) etc. Ihre wichtigsten Sträucher, Zwerg- und Halbsträucher sind *Juniperus communis*, viele *Salices*, *Betula nana*, *Empetrum*, die Bicornes *Cassiope tetragona*, *Arctostaphylos alpina*, *Loiseleuria procumbens*, *Rhododendron Lapponicum*, *Phyllodoce caerulea*, *Vaccinium*, *Ledum*, *Kalmia* und die Rosacee *Dryas*. — Die wichtigsten Kräutergattungen sind von Gräsern *Poa*, *Festuca*, *Trisetum*, *Hierochloa*, *Nardus* u. a.; von Cyperaceen *Carex*, *Elyna (E. Bellardi)*, *Kobresia (K. caricina)*; von Juncaceen *Luzula*, *Juncus*; von Colchicaceen *Tofieldia*. Ferner kommen viele Caryophyllaceen vor, namentlich *Silene acaulis*, *Viscaria alpina*, ferner Compositen, Cruciferen (*Draba*, *Cochlearia*, *Vesicaria*, *Braya* etc.), *Campanula uniflora*, *Papaver nudicaule*, *Polygonum viviparum*, *Pirola rotundifolia*, *Rhodiola rosea*, Arten von *Ranunculus*, *Potentilla*, *Saxifraga*, *Pedicularis* etc. Außerdem giebt es immer viele Moose und Flechten verschiedener Form, auch Strauchflechten (*Cetraria*, *Cornicularia*, *Sphaerophoron*, *Cladonia* etc.), und diese Sporenpflanzen spielen an vielen Orten die größte Rolle oder sind fast allein vorhanden.

An den verschiedenen Standorten treten bisweilen gewisse Arten in größerer Menge auf, je nachdem der Boden mehr kiesig, thonig oder sandig, mehr warm oder kalt ist, und geben der Vegetation ein besonderes Gepräge, wonach man verschiedene Bestände unterscheiden kann; Beispiele: *Juncus trifidus*-Bestand, Erd-*Lecidea*-Bestand, *Diapensia*-Bestand, *Carex rupestris*-Bestand, *Dryas*-Bestand,

Silene acaulis-Bestand etc. (vgl. z. B. Hult, III, der sie »Formationen« nennt).

Litteratur: Kihlman, Hult, Warming (V), Hartz, Th. Holm, Nathorst, Kjellman u. a.

In den **Hochalpen** kommen Felsenfluren mit derselben Physiognomie vor, bis zu den Feldern des »ewigen« Schneees und Eises und zwischen diesen, wo die Sonne und die Neigung des Bodens zur Sommerszeit nackte Stellen hervorbringen; aber die Arten sind neben vielen gemeinsamen teilweise abweichend. Hier findet man besonders in den Kalkgegenden der Alpen Geröllanhäufungen (Geröllhalden, pierriers) mit einer bestimmten Krautvegetation; in weit voneinander getrennten, aber von einem Punkte nach allen Seiten entwickelten rundlichen Rasen liegen die Pflanzen auf dem nackten, zeitweise sehr trocknen Gerölle. In den tiroler Hochalpen werden die Geröllhalden nach Kerner zuerst von einer zerstreuten Vegetation aus einigen Cruciferen (*Arabis alpina, Hutchinsia alpina* etc.), *Saxifraga*-Arten, *Linaria alpina, Salix retusa* und *herbacea* besiedelt, zwischen denen sich Gräser und Riedgräser, *Dryas*, später *Loiseleuria procumbens*, die beiden *Arctostaphylos*-Arten etc. einfinden. Namentlich *Loiseleuria* kann stellenweise schließlich die Herrschaft erhalten und Bestände bilden. Moose und Flechten sind weniger wesentlich, als in Nordeuropa und in den Polarländern; jedoch spielt *Polytrichum septentrionale* auf allen unlängst von Moränengrus bedeckten Stellen eine große Rolle.

Der Boden trägt hier mehr als in den Polarländern dazu bei, Xerophyten hervorzurufen. Die Schneefelder in den Hochgebirgen der Herzegowina haben nach Günther Beck im Sommer sehr viele Frühjahrspflanzen, die merkwürdigerweise teilweise Zwiebel- und Knollenpflanzen sind (*Scilla bifolia*, *Muscari botryoides*, *Corydalis tuberosa*, *Anemone nemorosa*, *Crocus Heuffelianus*, *Saxifraga*, *Viola* u. a.); hierin zeigt sich eine deutliche Abweichung von den Felsenfluren der Polarländer, die der größeren Trockenheit und der stärkeren Hitze des Sommers zugeschrieben werden muß.

Litteratur: Christ, Kerner (II, III), Günther Beck, Stebler und Schröter.

Sehr viele Gattungen sind den nördlichen Polarländern, den

Hochgebirgen der nördlichen Halbkugel, und denen Javas gemeinsam (vgl. Meyen).

Auf den Hochgebirgen Südamerikas findet man ausgedehnte Felsenfluren (in Peru Punas, in Venezuela Paramos genannt) mit der typischen, offenen Vegetation, deren Individuen in kleinen Rasen zerstreut und mit ganz entsprechenden Lebensformen wie auf den nördlichen Felsenfluren auftreten; der polsterförmige Wuchs ist vielleicht häufiger, und andere Lebensformen kommen auch vor. Andere Arten und Gattungen geben der Vegetation ein abweichendes Gepräge; außer *Viola*, *Anemone*, *Alchemilla*, *Draba*, *Senecio*, *Gentiana*, *Poa*, *Hordeum* und vielen anderen europäischen Gattungen giebt es hier z. B. *Nassauvia*, *Chuquiragua*, *Baccharis*-Arten mit wunderlicher Form u. a. Compositen, *Tropaeolum*, *Loasa*, *Blumenbachia*, Verbenaceen, Kakteen, *Calceolaria*, *Mimulus*, Melastomaceen, *Krameria*, *Lupinus*, Calyceraceen u. v. a. Besonders müssen die Umbelliferen der Gattung *Azorella* hervorgehoben werden. *A. caespitosa* auf den Falklandsinseln bildet mehr als meterhohe, halbkugelige, außerordentlich harte Polster von schmutziggrüner Farbe. Der Umfang wird von zahlreichen kleinen Sprossen gebildet, di: alle gleich hoch und mit Schuppenblättern dicht bedeckt sind; sie sind mit den zwischenliegenden alten Blatt- und Sproßteilen so dicht und fest zusammengepackt, daß es schwierig sein kann, ein Stück mit dem Messer herauszuschneiden. Flechten und andere Pflanzen können sich auf den Polstern ausbreiten. Die Alpenrosen der Schweiz werden hier durch *Escallonia*- und *Bejaria*-Arten ersetzt.

Ferner findet man hier die Compositen *Espeletia* und *Culcitium* (Frailejon genannt), wovon namentlich *E. grandiflora* ein sonderbares Gewächs ist, das 2 m hoch wird, unverzweigt bleibt, durch die zahlreichen alten Blattreste so dick wie ein menschlicher Körper wird und oben eine Menge in sehr dichte Wolle gehüllte Blätter und Blütenstände trägt. In den höchsten Regionen bilden sie zusammen mit niedrigen Alpenkräutern, Gräsern und Farnen die einzige Vegetation (Goebel, II, 1. Teil).

Die Paramos von Venezuela und Columbien sind nach Goebel feuchter und wärmer als die Punas von Peru, die außerordentlich trocken sind und deren starke Winde tote Tiere schnell austrocknen und ihre Verwesung hindern sollen. Die Paramos sind pflanzen-

reicher; aber Kakteen, die auf den Punas gemein sind, kommen hier selten vor. Trotz der großen Feuchtigkeit, der vielen Regen und Nebel, die den Sonnenschein plötzlich ablösen können, ist die Vegetation doch xerophil gebaut. Auf den chilenischen Punas treten (nach Meigen) Moose und Flechten sehr zurück. Flechten sind sehr selten und nur auf einzelnen Stellen in größerer Menge vorhanden; eine Moosdecke oder sogar nur ausgedehnte Moospolster giebt es nirgends. Der Grund hierfür ist die große Trockenheit.

Physiognomisch und floristisch schließen sich die Felsenfluren des Feuerlandes und der Falklandsinseln an die der Anden an.

Während es für die Felsenfluren bezeichnend ist, daß sie von den Pflanzen sehr unvollständig bedeckt sind, wird der Boden in den Vereinen der folgenden Vereinsklassen, den besonders von Kryptogamen gebildeten Moos- und Flechtenheiden, oft so dicht bedeckt, daß er gar nicht zu sehen ist, sondern durch die braunen oder grauen Pflanzen gefärbt erscheint.

10. Kap. Moosheiden.

Die subglacialen Felsenfluren gehören zu den Tundren in weitestem Sinne und sind eine Abteilung davon. Moose und Flechten, alle sehr genügsame und abgehärtete Pflanzen, sind auf ihnen fast immer in großen Mengen heimisch. Als Moosheiden kann man solche Felsenfluren bezeichnen, wo die Moose über alle anderen Pflanzen die Oberhand gewinnen und den Boden ganz mit einer zusammenhängenden, weichen Matte bedecken. S. 172 wurden die *Sphagnum*-Tundren erwähnt, die eine sehr nasse Vegetation sind. Die Moosheiden hingegen kommen auf trocknerem Boden vor, gewiß besonders da, wo er Verwitterungsboden und Moränengrus ist. Die Heide besteht meistens aus *Polytrichum*, hohen Moosen, deren aufrechte Stengel dicht aneinander schließen und eine niedrige, weiche Decke bilden. Selbst wenn der Boden, worauf sie wachsen, im Frühjahre durch den schmelzenden Schnee sehr wasserreich ist, wird die Sommersonne ihn doch oberflächlich trocknen können, so daß er hart wird; und im Winter, wenn über den nordischen Tundren große Lufttrockenheit herrscht, sind es die Winde, welche die Pflanzen austrocknen. Die *Polytrichum*-Moose können in ihren dichten, ver-

filzten Rasen freilich Wasser bewahren, haben aber doch einen xerophilen Bau, nämlich eigentümliche Blätter, die ihre Ränder in der trocknen Zeit schützend über das Assimilationsgewebe legen können. — Neben dieser Gattung ist es *Dicranum*, das ähnliche, dichte, feste Rasen bildet (*D. elongatum*, *D. tenuinerve* u. a.), und dieser Decke von Rohhumus bildenden Moosen sind beigemischt: Arten von *Hypnum*, *Racomitrium*, *Jungermannia* u. a. Moose, Flechten, Zwergsträucher (*Empetrum*, *Betula nana*, *Vaccinium Myrtillus* u. a.) und Kräuter derselben Arten wie auf den Felsenfluren.

Die Fähigkeit der Moose, einzutrocknen und wieder aufzuleben, wenn Feuchtigkeit eintritt, ihre große Genügsamkeit und ihre Fähigkeit, anscheinend bei sehr niedrigen Temperaturen, eher als die Blütenpflanzen, grün zu werden und zu assimilieren, setzen sie in stand, das ungastliche Gebiet zu erobern.

Moosheiden kommen anscheinend wesentlich nur auf der nördlichen Halbkugel, besonders in Sibirien und Lappland, vor. Heuglin schildert sie von Jugor Shar; auch in Nordamerika und Grönland findet man sie. In den Alpen soll *Polytrichum septentrionale* auf verlassenem Gletscherboden Moosteppiche bilden, und z. B. im Ötzthal kann man aus Sand und Grus, die von den Bergen herabgespült wurden, bestehende große Flächen sehen, die mit einer weichen *Grimmia*-Matte nebst eingestreuten kleinen Rottannen, *Juniperus* und Kräutern bedeckt sind.

Litteratur vgl. S. 229.

11. Kap. Flechtenheiden.

Die Flechtenheide ist noch trockner als die Moosheide (Hult, III, giebt für seine *Cladina*-Formation eine Bodenfeuchtigkeit an, die vermutlich nicht über 40% betrage) und kommt gewiß besonders in hügeligem, bergigem Gelände vor, wo in geringer Tiefe Felsenboden auftritt. Eine schwache Schicht von Humus, zunächst von Rohhumus, bedeckt diesen oft und trägt die Flechtenheide. Der Boden ist zwar trocken, aber Luftfeuchtigkeit können die Flechten nicht entbehren; selbst wenn sie es ertragen können, periodisch durch Verdunstung stark auszutrocknen, werden sie doch nur da gut gedeihen können, wo es häufig Nebel, Regen und Tau giebt. Die Abhärtung der Arten ist im übrigen verschieden. Strauchflechten

gedeihen am besten, wo die Luft still und feucht ist, und werden daher im äußersten Norden spärlich. Nach Kihlman (vgl. auch Hult, II, III) giebt es mehrere Formen der Flechtenheide, welche verschiedene Stufen der Empfindlichkeit bezeichnen. Die *Cladina*-Heide (gebildet von *Cladonia rangiferina*, *alpestris* u. a. mit beigemischtem *Sphaerophoron coralloides*) ist am empfindlichsten: sie liebt lange Schneebedeckung, erträgt keinen trocknen Wind und sucht daher besonders Einsenkungen im Gelände auf; sie ist übrigens auf allen ausgedehnten, im Binnenlande liegenden alpinen Hochebenen Nordeuropas und des arktischen Amerika gemein. Die Arten der *Platysma*-Heide (*Platysma cucullatum*, *nivale* u. a., *Cetraria crispa*, *Islandica* u. a.) sind mehr abgehärtet. Die besonders aus *Alectoria ochroleuca*, *divergens* und *nigricans* bestehende und an Zwergsträuchern reichere *Alectoria*-Heide ist am meisten abgehärtet. In Übereinstimmung mit diesen Unterschieden in der Abhärtung sind die Standorte, wo die Flechtenheiden vorkommen, verschieden.

Diese Heiden dicht wachsender, hoher Strauchflechten sind weiche, dicke Matten, die der Landschaft einen eigentümlichen gelbgrauen Ton verleihen, der selbst von weitem in die Augen fällt. Man findet sie in typischen Formen auf den Fjelden (Hochebenen) Norwegens (z. B. zwischen Gudbrandsdalen und Österdalen), in Lappmark und in Sibirien. In Grönland z. B. sind sie jedoch spärlich und schwach entwickelt (Rosenvinge, Hartz), typisch nur in dem Inneren des südlichsten Teiles, wo sie große Gebiete bedecken können und besonders aus *Stereocaulon alpinum* und *Cladonia rangiferina* bestehen.

Zwischen den Flechten findet man *Empetrum* und *Betula nana*, *Loiseleuria procumbens* und andere Ericaceeen, *Juniperus communis* und andere kriechende, niedrige Sträucher und Zwergsträucher. Verschiedene Kräuter sind in diese Decke spärlich eingestreut (Arten von *Lycopodium*, *Carex*, *Deschampsia flexuosa*, *Nardus stricta*, *Juncus*, z. B. *J. trifidus*, *Hieracium*, und viele andere Arten), ganz wie in der Moosheide; natürlich sind auch Moose beigemischt. Sowohl die Zwergsträucher als auch die Kräuter sind oft xerophil, und die Arten dieselben wie in den angrenzenden Felsenfluren; sie bleiben gewöhnlich niedrig und in der Flechtenmatte mehr oder weniger verborgen.

Auf den wagerechten oder welligen Tundrenflächen Nordeuropas, die im Winter durch die Stürme von Schnee rein gefegt werden,

gedeihen Strauchflechten schlecht; hier erhalten Krustenflechten das Übergewicht, und namentlich erreicht *Lecanora tartarea* eine riesige Ausbreitung, z. B. auf den lappländischen Heiden. Hier überwächst sie mit ihren spröden, weißlichen Krusten den dichten Filz der Flechtenheiden, den die trocknen Winde getötet haben (S. 81; Kihlman, I); ferner kommt sie an mehreren Stellen in Grönland vor, obgleich in weniger großem Maßstabe.

Wenn die Zwergsträucher, namentlich *Betula nana*, *Vaccinium Myrtillus*, *V. uliginosum* und einzelne Weiden höher werden, so erhalten wir eine Vegetation mit zwei Stockwerken, und wenn die Zwergsträucher zahlreicher werden, so geht die Flechtenheide in die Zwergstrauchheide über.

Die Felsenfluren, die Moosheiden, die Flechtenheiden und von nassen Vegetationen die Sphagnummoore teilen sich in die meisten öden Gegenden des hohen Nordens, namentlich von Lappland, Sibirien, Nordamerika (»barren grounds«), Grönland, Spitzbergen und Island, ferner in die höheren Gebiete der Hochgebirge. Sie geben uns gewiss ein Bild von der ersten Vegetation, die im Norden nach der Eiszeit herrschte. Ihnen schließen sich auf etwas günstigerem Boden die Zwergstrauchheiden und die alpinen Gras- and Krautmatten an.

Litteratur vgl. S. 229.

12. Kap. Zwergstrauchheiden.

Heiden*) nennt man in Nordeuropa die baumlosen Gebiete, die überwiegend mit immergrünen, kleinblättrigen Zwergsträuchern bewachsen sind, besonders mit Ericaceen (Ericaceen-Heiden). Die Pflanzendecke ist nach der Güte des Bodens und nach anderen Verhältnissen verschieden hoch, oft etwa $^1/_3$ m hoch und auf fruchtbarerem Boden noch höher, oft nur einen oder zwei Decimeter hoch; sie kann einerseits so dicht sein, daß der Boden nicht zu sehen ist, anderseits so offen, daß er stark entblößt ist und zwischen den Sträuchern anderen Vegetationen Platz bietet. In vielen Fällen haben die Zwergsträucher die Spalierform angenommen (in den arktischen Heiden z. B. *Betula nana*, *Salix*, *Juniperus*;

*) Über den Ausdruck Heide vgl. Focke (Abh. naturw. Ver. Bremen, XIII S. 254), E. Krause (I), Graebner.

vgl. S. 26 und 39), und einige haben normal diese Form (*Arctostaphylos*-Arten). Eine Heide ist eine Felsenflur mit einer dichteren Vegetation vorherrschender Zwergsträucher und wenigstens mit zwei Stockwerken der Pflanzen; aber Kräuter, Gräser, Moose und Flechten findet man wie auf den Felsenfluren, den Moos- und den Flechtenheiden, und namentlich Moose und Flechten füllen oft die Zwischenräume unter und zwischen den Zwergsträuchen aus.

Die Zwergsträucher haben gedrehte, gekrümmte, zerbrechliche graue Zweige. Die meisten, namentlich die tonangebenden Arten sind immergrün (*Calluna, Empetrum, Juniperus, Arctostaphylos, Lycopodium, Polytrichum* etc.); aber die Farbe ist immer dunkel und bräunlichgrün, im Winter noch mehr als im Sommer. Die Blätter sitzen dicht, sind sehr zahlreich, klein, meist linealisch und häufig erikoid (S. 184).

Die Zwergstrauchheide kommt in mehreren Ländern der gemäßigten und kalten Gegenden der nördlichen Halbkugel vor und entwickelt sich typisch auf ausgedehnten Flächen, z. B. in Jütland und Norddeutschland. Als Typus wählen wir die Ericaceen-Heide Nordeuropas, die fast stets eine *Calluna*-Heide (Callunetum) ist und wesentlich von *C. vulgaris* gebildet wird. Man kann sie die baltische Ericaceen-Heide nennen.

Die Sträucher sind vorzugsweise folgende immergrünen Zwergsträucher: von dem erikoiden Typus *Calluna* und *Empetrum*, an feuchteren Stellen auch *Erica Tetralix;* mit breiteren, lederartigen, flachen, ganzrandigen Blättern *Arctostaphylos Uva ursi* (besonders an den offeneren Stellen der Vegetation), *Vaccinium Vitisidaea, Thymus Serpyllum* (diese Pflanze jedoch ist ein Halbstrauch); von dem pinoiden Typus *Juniperus communis.* Dünne Blätter, die im Herbste abfallen oder jedenfalls welken, haben *Salix repens, Vaccinium Myrtillus*, das jedoch mehr auf Waldboden vorkommt, (ferner in den nördlichsten Gegenden *Arctostaphylos alpina, Betula nana, Salix herbacea, polaris* und *reticulata*) und mehrere andere, darunter in südlicheren Gegenden Vertreter der Rutensproßform (*Sarothamnus, Genista*-Arten). Mehrere dieser laubwechselnden oder wenigstens nicht wintergrünen Pflanzen haben einen Verdunstungsschutz in der Form von grauen oder silberweißen Deckhaaren oder von Wachs. Dornig sind einige *Genista*-Arten und *Ulex*.

Die vorherrschenden Zwergsträucher, *Calluna* und *Empetrum* sind rasenbildend, haben lange ausdauernde primäre Wurzeln und niederliegende, wurzelschlagende Sprosse (aber nur spärliche Zweigableger). Viele Sträucher haben fleischige Früchte, die von Vögeln gefressen werden (*Empetrum*, *Vaccinium*, *Arctostaphylos*).

Unter und zwischen den Zwergsträuchern wachsen Moose und Flechten, die mit ihren Rhizoiden den Boden durchweben, von Flechten besonders *Cladonia rangiferina*, *Cetraria Islandica*, *Sphaerophoron coralloides* etc., von Moosen namentlich Arten von *Polytrichum*, *Racomitrium*, *Hypnum* und *Hylocomium*. Ferner treten sehr viele Gräser und Kräuter auf, vorzugsweise mehrjährige; die ein- und zweijährigen Arten halten sich in dem dichten Gesträuche schwierig und kommen höchstens auf seinen nackten Stellen vor (von den schmarotzenden Rhinantheen muß auch hier abgesehen werden). Die Kräuter und die Gräser sind meistens an den Standort gebundene Rasenbildner (z. B. *Arnica montana*, *Solidago Virga aurea*, *Campanula rotundifolia* etc.), die zu dem dichten Boden besser als Arten mit unterirdisch wandernden Sprossen passen.

Deutlich xerophil gebaut sind besonders die immergrünen Zwergsträucher, aber auch viele Kräuter. Über diese sei hier nur erwähnt, daß breite, dünne, kahle Blattspreiten kaum vorkommen, daß z. B. die Gräser meist borsten- oder fadenförmige Blätter mit Spaltöffnungen in solchen Furchen haben, die sich nach den Verhältnissen öffnen und schließen können: bei *Corynephorus canescens*, *Nardus stricta* (einem Tunikagrase), *Festuca ovina* u. a.; vgl. S. 184 und 193. Sehr klein- oder schmalblättrig sind viele Arten, z. B. *Rumex Acetosella*, *Campanula rotundifolia*, *Scleranthus*, *Artemisia campestris*, im Vergleiche mit ihren nächsten Verwandten anderer Standorte; wollhaarig sind andere, z. B. *Antennaria* und *Gnaphalium*; von Succulenten findet man nur *Sedum acre* vor.

Die Gründe für die gedrückte und xerophile Natur der Vegetation müssen teils im Klima, teils im Boden, namentlich in folgendem gesucht werden.

Die Vegetationszeit ist gewöhnlich trocken, und die Transpiration kann dann stark sein. Im Frühjahre (Mai, Juni) ist die Luftfeuchtigkeit, jedenfalls in Dänemark, am geringsten. Im Winter

spielen in den nördlichsten Gegenden die Winterkälte und die Trockenheit samt den Stürmen für die immergrünen Pflanzen eine wichtige Rolle. Die Winde wehen über die trocknen Flächen, auf denen die Zwergstrauchheide besonders vorkommt, mit großer Stärke. Im Sommer scheint große Lufttrockenheit sehr häufig einzutreten, worüber jedoch nähere bestimmte Angaben fehlen; die Luft steht oft zitternd über den erwärmten, bräunlichen Heideflächen.

Die Beschaffenheit des Bodens ist jedoch offenbar weit wesentlicher als das Klima. Er ist meistens ein äußerst nahrungsarmer, nach der Eiszeit vom Wasser stark ausgewaschener und ausgeschlämmter Quarzsandboden (S. 65), worauf die Heidevegetation eine mehr oder weniger dicke Rohhumusschicht gebildet hat, die seine Natur stark verändert hat (S. 69—70). Besonders *Calluna* und *Vaccinium Myrtillus* gehören zu den Rohhumus bildenden Pflanzen, die den Heidetorf hervorbringen, wobei sie von Moos-Rhizoiden, *Cladosporium*-Hyphen etc. unterstützt werden. Die Rohhumusschicht nimmt begierig Feuchtigkeit auf, hält sie lange fest, hindert die Verdunstung aus dem Boden und erschwert den Zutritt der Luft, weshalb Humussäuren entstehen. In trocknen Zeiten jedoch kann die Schicht wegen ihrer dunklen Farbe leicht erwärmt und stark ausgetrocknet werden.

Das Heidekraut, *Calluna vulgaris*, die tonangebende, Bestand bildende Art, ist eine merkwürdige Pflanze. Es ist genügsam und zählebig, weder im Boden noch im Klima wählerisch. Es kann ebenso gut auf dem heißesten und unfruchtbarsten Sandboden wie auf sehr nassem Moorboden (der jedoch vielleicht periodisch trocken sein muß?) wachsen und gedeiht auch auf humusreichem Boden gut. Es kann im Überflusse wachsen, was ihm jedoch selten erlaubt wird, weil es durch andere Arten von dem guten Boden verdrängt wird. Diese Arten, welche größere Lebensanforderungen stellen, verschmähen den mageren Boden der Heide und überlassen ihn dem Heidekraute. Obwohl man kaum sagen kann, daß dieses gerade für mageren Boden Vorliebe hege, wird es hier doch eine gesellige Art und auf meilenweiten Gebieten fast allein herrschend. Es liebt Kalk und Mergel angeblich nicht, fordert Sonnenlicht und offenen Boden und erträgt große, mit Trockenheit verbundene Winterkälte gewiß nicht. Aber im übrigen sieht man es sowohl an den trocknen Küsten des Mittelmeeres als auch im regenreichen Norwegen gut gedeihen. Die

Lebensdauer des Heidekrautes wird zu 20—30 Jahren angegeben; bisweilen sieht man die *Calluna*-Vegetation plötzlich auf großen Strecken ausgehen, wahrscheinlich weil die betreffenden Pflanzen jenes Alter erreicht haben.

Auf S. 169 wurde erwähnt, daß Sphagnummoore allmählich in *Calluna*-Moore übergehen können. Dieses ist leicht zu verstehen, wenn man sich an die große Ähnlichkeit erinnert, die zwischen dem Rohhumusboden der Zwergstrauchheide und dem Torfboden des Moores besteht (S. 68—70). Der Charakter vieler Pflanzenvereine Jütlands steht in der That zwischen dem der Heide und dem des Moores; er zeichnet sich besonders durch eine reiche *Erica*-Vegetation aus.

Auch anderswo, z. B. in dem nördlichen Norwegen, trifft man solche Vereine. Hult (III) erwähnt eine eigentümliche »Formation«, die »ein vollständiges Mittelding zwischen Heide und Moor« ist und deren Vegetation hauptsächlich aus kleinen Weiden (*Salix reticulata*, *herbacea* und *polaris*), überdies aus zahlreichen Stauden und Zwergsträuchern besteht (von diesen sind z. B. *Dryas*, *Arctostaphylos alpina*, *Loiseleuria*, *Phyllodoce* zu nennen).

An die nordeuropäische Zwergstrauchheide schließen sich mehrere ganz analoge Vegetationen anderer Länder. »Die Bergheide« der südöstlichen Kalkalpen hat nach Krasan durchaus dieselben xerophilen Lebensformen, aber teilweise andere Arten, z. B. *Erica carnea*, *Rhododendron hirsutum*, *Polygala Chamaebuxus*, *Globularia* u. v. a. Die Heiden der Gascogne enthalten viele spanische und portugiesische Typen, namentlich *Erica*-Arten, und höhere, oft meterhohe Sträucher. Sie bilden den Übergang zu den von *Erica arborea* gebildeten Gestrüppen und Wäldern.

In der arktischen Zwergstrauchheide spielen *Calluna* und *Erica* fast keine oder gar keine Rolle, sondern namentlich *Empetrum* und eine Reihe Bicornes: *Cassiope tetragona*, *Vaccinium uliginosum* var. *microphyllum*, *V. Vitis idaea*, *Ledum palustre* f. *decumbens*, *Phyllodoce caerulea*, *Loiseleuria procumbens*, *Arctostaphylos alpina*, *A. Uva ursi*, *Rhododendron Lapponicum*, ferner *Diapensia Lapponica*, *Dryas octopetala*, *Betula nana* und *glandulosa*, *Juniperus*,

Salix glauca, *herbacea* und *polaris*, u. a., um nur die Zwergsträucher zu nennen. Auf Island kann *Dryas octopetala* mit einer solchen Menge von Individuen (zusammen mit *Silene acaulis*, *Armeria maritima*, *Thymus Serpyllum* u. a.) auftreten, daß sie einen eigenen Bestand bildet, die *Dryas*-Heide (Stefansson, S. 189). Auch mehrere andere Arten können Bestände bilden; in Finnland giebt es z. B. *Loiseleuria*-Bestände, *Empetrum*-Bestände, *Phyllodoce*-Bestände etc. (bei Hult »Formationen«), die stellenweise auch auf den Felsenfluren vorkommen können.

Kräuter (darunter viele immergrüne), Gräser, Moose und Flechten sind wie sonst in größerer oder geringerer Menge beigemischt, und an vielen Stellen findet man sehr allmähliche Übergänge zu den Felsenfluren, den Moos- und den Flechtenheiden; die Arten sind teilweise dieselben, aber ihre Menge ist eine andere.

Die Zwergstrauchheiden bedecken weite Gebiete Grönlands, Nordamerikas und des nordöstlichen Asiens; sie haben viele Polarreisende mit Feuerung versehen, reichen jedoch kaum bis zu den nördlichsten Gegenden und bis zu großen Gebirgshöhen; da treten die dürftigeren und genügsameren Felsenfluren an ihre Stelle. Der Boden ist wie in Europa ein Rohhumusboden. Näheres bei Warming, V.

Floristische Mittelformen zwischen der arktischen und der baltischen Heide kommen auf Island, in Lappland und dem nördlichen Skandinavien vor (Grönlund, Hult, Brotherus u. a.).

Die Heiden des Kaplandes sind anscheinend eine den nordeuropäischen *Calluna*-Heiden parallele Vegetation, obgleich sie höher (bis zu 1—1,5 m) und viel artenreicher sind. Auch sie werden von niedrigen, immergrünen Sträuchern mit kleinen, oft erikoiden oder pinoiden, steifen, nicht selten bräunlichgrünen oder grauen Blättern gebildet. Zur Winterszeit (Mai bis Oktober) wird der Boden häufig von Regen durchnässt, und die Sträucher triefen bisweilen von Wasser; dieses ist die Zeit ihres Wachstums. Danach kommt die lange trockne Zeit, die es auszuhalten gilt. Sehr viele Arten haben so genau dieselbe, namentlich erikoide Tracht, daß es sehr schwierig ist, sie in blütenlosem Zustande zu unterscheiden, obgleich sie äußerst verschiedenen Familien angehören: Ericaceen (etwa mit 400 *Erica*-Arten), Proteaceen, Rhamnaceen, Santalaceen,

Polygalaceen, Rutaceen (Diosmeen) etc. Cyperaceen und Gramineen spielen hier eine untergeordnete Rolle; hingegen herrscht ein Reichtum an Zwiebel- und Knollenpflanzen (Iridaceen, Liliaceen, *Oxalis*-Arten etc.), denen sich *Pelargonium*-Arten, Crassulaceen u. a. beigesellen (Rehmann). Es ist eine Vegetation, die einen Übergang von den niedrigen, nordischen Zwergstrauchheiden zu den tropischen Xerophytengebüschen bildet.

Auch auf den hohen Bergen Brasiliens (Warming, I), den Cordilleren von Chile und Peru (nach Philippi und Weddell) kommt eine Vegetation vor, die den nordischen Heiden ähnlich ist.

Die Zwergstrauchheiden gehen also einerseits in die tropischen Xerophytengebüsche über, anderseits in die subglaciale Vegetation, und endlich drittens in die Moore, nämlich durch die nasse Heide, worin bei uns im Norden von Zwergsträuchern *Erica Tetralix*, *Andromeda Polifolia* und *Myrica Gale* vorherrschen, von Kräutern *Narthecium*, *Gentiana Pneumonanthe*, *Pedicularis silvatica*, *Drosera*-Arten, *Pinguicula*, einige Cyperaceen (*Rhynchospora alba* und *fusca*, *Scirpus caespitosus*, *Eriophorum*- und *Carex*-Arten), von Gräsern besonders *Molinia caerulea*; ferner treten Moose, darunter *Sphagnum*-Arten, auf, aber Flechten fehlen.

13. Kap, Sandvegetation (psammophile Vereinsklassen).

Der Sandboden und seine Eigenschaften wurden S. 65 behandelt. Die Vegetation, die sich auf dem losen Boden entwickelt, ist überall eigentümlich und verdankt ihm und den übrigen physikalischen Bedingungen, namentlich den Wärme- und den Feuchtigkeitsverhältnissen, ihre Kennzeichen. Sandboden kommt zwar auch im Binnenlande, aber besonders an den Küsten vor, und seine Vegetation ist hier am anziehendsten ausgebildet.

Die meisten Sandboden sind gewiß dem Wasser zuzuschreiben, namentlich der zermahlenden und schlämmenden Thätigkeit des Wellenschlages, in geringerem Grade anderen Kräften (der spaltenden Wirksamkeit der Pflanzenwurzeln, der Kraft der Sonnenhitze, Steine zu zerbröckeln); daher trifft man Sandbildungen an sehr

vielen Küsten an, hier oft als Dünen; aber auch in vielen Binnenländern findet man sie, bisweilen gleichfalls als Dünen.

In der chemischen Natur des Bodens besteht, wie S. 65 angeführt wurde, nicht nur ein Unterschied nach der chemischen Art der Körner, sondern auch nach dem Salzgehalte; hierin besonders unterscheiden sich die Sandbildungen des Strandes von denen des Binnenlandes. Die Vegetation des Sandstrandes erhält mehr oder weniger das Gepräge der Halophyten und gehört eigentlich zu dem nächsten Abschnitte; des Zusammenhanges wegen wird sie jedoch teilweise schon hier behandelt.

Gehen wir von der nordischen Natur in Dänemark z. B. aus, so treffen wir besonders an der Westküste von Jütland folgende Zonen: 1) Den Sandstrand (die psammophilen Halophyten), 2) die wandernden oder weißen Dünen oder Meeresdünen, 3) die feststehenden oder grauen Dünen oder Landdünen und 4) die Sandfluren. Diese Zonen sind Vertreter mindestens von drei verschiedenen Vereinsklassen, indem die beiden letzten Zonen zu einer Klasse vereinigt werden können.

1. Klasse: **Die Vegetation des Sandstrandes.** Nordischer Sandstrand. Die ans Meer grenzende Fläche, die oft vom Meere überspült wird und die mehr oder weniger steinig, bisweilen sogar eine Grus- oder eine Geschiebefläche sein kann, hat in geringer Tiefe unter der Oberfläche salzreiches Grundwasser. Die Vegetation ist sehr offen und sehr dürftig; eine Pflanze steht hier, eine andere da, von anderen entfernt, was wohl zunächst durch Wind und Wasser (Hochwasser) verursacht wird. Die Arten sind vorzugsweise einjährige (*Cakile maritima, Salsola Kali, Atriplex*-Arten u. a.), weil solche den offenen Platz, den sie fordern, hier immer finden und weil sie in ihrer Entwicklung von der Wandelbarkeit des Bodens nicht gehindert werden. Ferner kommen mehrjährige Kräuter mit kriechenden Rhizomen vor, weil auch sie mit dem losen Boden im Einklange stehen und sich leicht erhalten, wenn sie einmal Fuß gefasst haben: *Alsine (Honkenya) peploides, Agropyrum junceum.* Nur auf ruhigerem, besonders steinigem Boden, der über die Meeresfläche wenig gehoben ist, trifft man mehrjährige Arten mit vielköpfiger, tief gehender primärer Wurzel an, wie *Mertensia maritima* und *Crambe maritima,*

Die Xerophyten- (und Halophyten-)Natur zeigt sich in mehreren Kennzeichen der Vegetation. Fleischige Blätter haben die meisten, eine blau bereifte Epidermis einige Arten *(Agropyrum junceum, Crambe, Mertensia, Glaucium flavum).* Behaart sind *Kochia hirsuta* und *Senecio viscosus*; dornig ist *Salsola.* An gewissen Orten kann hier auch die blattlose, kaktusähnliche *Salicornia herbacea* vorkommen, die sonst besonders auf Thonboden heimisch ist. Alle diese Pflanzen sind sicherlich Lichtpflanzen, die keinen Schatten vertragen (Buchenau).

Weiter nach Süden, z. B. schon an den Küsten Hollands, findet man mehrere andere Arten, z. B. *Calystegia Soldanella*, die zu den Pflanzen mit unterirdischen Ausläufern gehört, und *Euphorbia Paralias.* Noch weiter südlich, an den Küsten Frankreichs, treten noch andere Arten auf: *Matthiola sinuata* etc.; aber die Lebensformen bleiben dieselben. Und gehen wir zu tropischen Küsten, so haben wir hier die sogenannte *Pes caprae*-Vegetation, die später behandelt werden wird (S. 304).

2. Klasse: Die zweite Zone und die zweite Vereinsklasse sind **die „wandernden“ oder weissen Dünen.** Die Wellen und die Flut werfen Sand, dessen durchschnittliche Größe der Körner in der Regel weniger als $^1/_2$ mm beträgt, auf den Vorstrand, und die Flut kann ihn noch höher hinaufschaffen. Die Sonne trocknet ihn aus, und der Wind führt ihn darauf fort. Der fliegende Sand lagert sich, wie der vor dem Winde einherfliegende Schnee, überall ab, wo es Ruhe und Schutz vor dem Winde giebt, hinter Steinen, Schneckenschalen, Holzstücken etc., auch um die Pflanzen: es bilden sich kleine Dünen, deren Neigungswinkel in typischen Fällen auf der Windseite 5—10°, auf der Leeseite etwa 30° misst. Am regelmäßigsten werden die Dünen, wo der Wind vorzugsweise in derselben Richtung weht.

Die Pflanzen befördern das Höherwerden der Düne. Namentlich gilt dieses von gewissen »sandbindenden« Arten, die mit der Natur des Dünenbodens in besonderem Einklange stehen und eigentümliche Lebensformen besitzen, welche man auf allen anderen wandernden Dünen über die ganze Erde antrifft und welche die Veranlassung sind, daß die Dünenvegetation als eine besondere Vereinsklasse aufgestellt werden muß. Die Düne ist fast gänzlich eine sehr lose Masse, die von den Pflanzenwurzeln und den Rhizomen

leicht durchwachsen wird. Da der Dünenboden wandelbar ist, weil Meer und Wind ununterbrochen neue Sandmassen zuführen und dieser die Dünenform unaufhörlich verändert, so werden sich an den Standort gebundene Pflanzen hier nicht erhalten können. Die unterirdischen Teile der typisch ausgeprägten Sandpflanzen sind daher weit ausgedehnte (viele m lange), reich verzweigte Rhizome; so beim Helm (*Psamma arenaria*), der wichtigsten Dünenpflanze Nordeuropas, welcher durch die dichte rasenförmige Stellung seiner Blätter und durch seine Fähigkeit, den Sand anzusammeln und durch ihn hinaufzuwachsen, die anderen weit übertrifft; ferner bei *Elymus arenarius*, *Agropyrum junceum*, *Carex arenaria*, *Lathyrus maritimus* u. a. Hierher kann weiter *Hippophaë rhamnoides* mit weit kriechenden Wurzeln, welche zahlreiche Wurzelsprosse bilden, gerechnet werden.

Agropyrum junceum ist eine von den Sandpflanzen, welche die Dünenbildung am Dünenfuße beginnen, desgleichen *Alsine peploides*; aber sie können nur niedrige Dünen bilden. *Psamma arenaria* und *Elymus arenarius* verdrängen sie und bilden die hohen Dünen. Dieses geschieht durch ihre Fähigkeit, eine Begrabung durch den zufliegenden Sand zu ertragen und durch diesen hinaufzuwachsen; es ist klar, daß, indem die neuen Sprosse wieder Sand ansammeln, die Düne immer höher werden muß. In dem von feinem Sande gebildeten Inneren der Düne wird man eine sehr große Zahl alter Rhizomteile und Wurzeln finden; reißt der Wind eine alte Düne nieder, so kommen diese Einschlüsse zum Vorschein.

3. Klasse: **Die feststehenden oder grauen Dünen.** Zwischen den Sprossen von *Psamma arenaria* und *Elymus arenarius* können sich andere Pflanzen niederlassen, wenn der Wind die Düne in Ruhe lässt; je mehr jene beiden Pflanzen den Sand zur Ruhe bringen, desto mehr bereiten sie anderen Arten einen festen Boden und sich selbst den Untergang vor. Niedrigere Pflanzen mit weniger kräftigen unterirdischen Organen, an den Standort gebundene, ein- oder mehrjährige Pflanzen u. a., welche ein Begraben durch den Sand nicht ertragen, finden sich ein; die Vegetation wird immer dichter, auch Moose (*Polytrichum*, *Ceratodon purpureus*, *Racomitrium* u. a.), Flechten und einzelne Cyanophyceen siedeln sich an, und ihre Rhizoiden oder Thalli durchweben den Sand: der Boden wird fester und dichter

bewachsen. Auch Arten mit Rasenform oder mit vielköpfiger primärer Wurzel können nun hier gedeihen, und zuletzt ist der Boden beinahe mit einem ganz niedrigen, aber dichten, graugrünen Teppiche bedeckt (über die Flora vgl. z. B. Warming, VII; Buchenau, III). Jenen beiden Gräsern wird es dann zu eng; lange kämpfen ihre unfruchtbaren Sprosse, besonders die des Helms, ums Leben, aber dann unterliegen auch sie. Die graue Düne behält vielleicht nicht immer diese Vegetation, sondern geht oft in die *Calluna*-Heide über: in die Schlußvegetation dieser Entwicklung.

Die trockne Sandflur auf Stellen des Binnenlandes ist gewiß größtenteils ein Kulturprodukt, das auf altem Heideboden entsteht und wieder zu Heide wird, wenn der Mensch dieses nicht verhindert. Die Sandflur hat wesentlich dieselben Arten wie die graue Düne und mehrere Arten mit der Zwergstrauchheide gemeinsam; die Arten sind genügsam und im ganzen zum Ertragen langer Trockenheit ausgerüstet. Da die Lebensformen im allgemeinen als denen der grauen Dünen gleich erscheinen, können die Sandfluren mit diesen zu einer Vereinsklasse (der dritten psammophilen) verbunden werden.

Der Sproßbau und die morphologische Anpassung der Arten in den drei verschiedenen Vereinsklassen steht vor allem im Einklange mit dem verschiedenen Boden und weicht nach diesem ab: je beweglicher der Boden ist, desto mehr fällt er den Arten mit weit kriechenden unterirdischen Organen (Rhizomen, Wurzeln) und mit lebhafter Bildung von Sprossen und Beiwurzeln anheim, den Arten, welche ein Begraben ertragen können und durch die Sanddecke hinaufwachsen; je fester und ruhiger der Boden ist, desto mehr fällt er den anderen Lebensformen zu. In der grauen Düne kann man Lebensformen mit folgenden Merkmalen unterscheiden.

1. Weit kriechende Rhizome oder Knospen bildende Wurzeln haben *Carex arenaria*, *Galium verum*, *Sonchus arvensis*, *Festuca rubra*, *Sedum acre*, *Rumex Acetosella* u. a. Hierher stellt man am natürlichsten auch die Moose und von strauchartigen Pflanzen *Hippophaë*, *Salix repens*, *Rosa pimpinellifolia* u. a.

2. Eine Rasenform haben andere, z. B. von Gräsern *Corynephorus canescens*, *Festuca ovina*, *Nardus stricta*; von Dikotylen *Ononis repens*, *Anthyllis Vulneraria*, *Eryngium maritimum*, *Dianthus deltoides*, *Artemisia campestris*, *Armeria vulgaris* u. a., die fast

alle sehr tief gehende Wurzeln besitzen. Hier schließen sich Zwergsträucher wie *Calluna* und *Empetrum*, auch der Halbstrauch *Thymus Serpyllum* an. Viele Arten haben Sprosse, die auf dem Sande niederliegen, ihm angedrückt sind (ohne Wurzeln zu schlagen) und Blätter, die von dem gemeinsamen Ausgangspunkte, dem oberen Ende der primären Wurzel ausstrahlen (Beispiele *Artemisia campestris, Ononis*).

3. Einige wenige haben oberirdisch kriechende Sprosse: *Antennaria dioica*, *Hieracium Pilosella*, *Polypodium vulgare*.

4. Endlich findet man sehr viele einjährige Arten und zweijährige Arten (überwinternde einjährige Pflanzen), die darauf hinweisen, daß die Düne viel von der Natur der Steppe besitzt; sie keimen im Herbste oder im Frühjahre, entwickeln sich und blühen in dem zeitigen Frühjahre, schließen aber vor dem Beginne der Sommerhitze ihr Leben ab, weil der warme Boden die Entwicklung befördert (*Cerastium semidecandrum* und *tetrandrum*, *Trifolium arvense*, *Filago minima*, *Airopsis praecox*, *Bromus mollis*, *Phleum arenarium* etc. Von zweijährigen Arten können *Jasione montana* und *Teesdalia nudicaulis* genannt werden).

In anderer Hinsicht erweist sich die Vegetation als xerophil. Schon das eben behandelte Kennzeichen (die zahlreichen einjährigen Pflanzen) deutet darauf hin. Die Notwendigkeit der Xerophytennatur geht aus dem auf S. 65 und 66 über den Sandboden angeführten hervor. Der Nahrungsmangel ist sehr groß; nur in den dem Meere am nächsten liegenden Dünen findet man etwas kohlensauren Kalk, der aus den Schalen der Meerestiere stammt; aber in den weiter entfernten Dünen ist er von dem kohlensäurehaltigen Wasser aufgelöst worden. Von Stickstoff und Humus ist äußerst wenig vorhanden; die gebildeten Humusstoffe werden schnell zu Kohlensäure und Wasser oxydiert und verschwinden. Die von der Sonne beschienene Düne erwärmt sich stark und schnell: die Wärme kann in der Oberfläche zur Mittagszeit im Monat Juli bis zu 50—80° C. steigen (vgl. Giltay); warme Luftströmungen gehen vom Boden aus und treffen die Pflanzen. Das Licht wird vom Sandboden reflektiert und trifft die Blattunterseiten. Die Beleuchtung ist im ganzen stark. Die Sonnenwärme trocknet die obersten Schichten oft ganz aus, so daß die Sandkörner lose liegen, aber in geringer Tiefe ist der Sand doch feucht. Der Temperaturwechsel kann in 24 Stunden sehr stark sein.

Endlich herrschen meist starke Winde, wo es Sandboden, namentlich Dünen, giebt, und der Wind hat zwei Wirkungen: er trocknet aus (S. 37), und die Sandkörner, die er fortführt, wirken mechanisch. Sie können Steine glatt schleifen und bei solchen Pflanzen, die in diese Vereine nicht hinein passen, z. B. bei Pappeln, die auf Flugsandgebieten gepflanzt sind, die dünnen, breiten Blätter durchlöchern.

Die Anpassung an diese Naturverhältnisse zeigt sich in folgendem (Näheres bei Giltay; Buchenau; Warming, VII).

Im Einklange mit der Trockenheit, der Sonnenhitze und dem Nahrungsmangel steht das zahlreiche Auftreten kleiner, einjähriger, schnell blühender Pflanzen.

Die mehrjährigen Kräuter, die Gräser und die Sträucher sind im ganzen niedrig, kleinblättrig, schmalblättrig; die wesentlichste Ausnahme hiervon bilden *Elymus*, *Psamma* und einige andere auf den Wanderdünen wachsende Pflanzen, die hoch und kräftig sind, was dadurch verursacht sein wird, daß die Wanderdünen wasserreicher sind als die bewachsenen und feststehenden Dünen (vgl. S. 86). Die meisten Gräser haben tief gefurchte Blätter, die sich einrollen können (*Psamma*, *Agropyrum junceum*, *Nardus*, *Festuca ovina* u. a.); kein Gras hat breite, saftige und hellgrüne Blätter. *Elymus arenarius* hat zwar breite Blätter, die jedoch wie bei *Agropyrum junceum* durch eine Wachsschicht blaugrün sind. Mit Wachs bedeckt sind auch die Blätter von *Lathyrus maritimus*, *Eryngium maritimum*, *Mertensia maritima*, *Glaucium flavum*, *Crambe maritima* u. a. Wollhaarig sind z. B. *Salix repens*, *Gnaphalium* und *Antennaria*, schildhaarig ist *Hippophaë*; auch stark drüsenhaarige Pflanzen findet man, deren Oberfläche von Sandkörnern dicht bedeckt wird (*Senecio viscosus*, *Cerastium semidecandrum* u. a.). Zu den Tunikagräsern gehören *Nardus* und *Koeleria glauca*. Nicht wenige Arten setzen die Transpiration dadurch herab, daß sie ihre Blätter senkrecht stellen (*Salix repens*) oder stark kräuseln (*Eryngium*). Vesque (II) und Giltay haben darauf aufmerksam gemacht, daß der bei einem Teile der Sandpflanzen vorkommende dorsiventrale Bau mit Palissadengewebe auf der Blattunterseite, obgleich die Blattspreiten wagerecht sind, dem vom Sandboden reflektierten, starken Lichte zugeschrieben werden muß. Dornbildungen kommen bei *Hippophaë* vor und machen dessen Gebüsche fast undurchdring-

lich, ferner bei *Eryngium* und *Ononis*. Gleichfalls kann angeführt werden, daß die Blätter vieler Pflanzen dem Boden angedrückt sind und daß viele Arten ihre Sprosse im ganzen wagerecht über dem Sande ausbreiten, vermutlich wegen der Wärmeverhältnisse (S. 27). Von Succulenten giebt es nur eine Art: *Sedum acre*.

Als Schutz gegen die mechanische Wirkung des Windes dienen die bemerkenswerte Fähigkeit des Helms, seine Blätter in großem Bogen mit der Rückenseite gegen den Wind zu wenden, und diese festen, kahlen und glänzenden Blattrückenseiten selbst, die mit hypodermalem Sklerenchym versehen sind. Ferner sind die großen Blattscheiden, welche die Blütenstände des Helms, von *Elymus arenarius* und *Corynephorus* lange umschließen, offenbar ein guter Schutz gegen jene Wirkung. Tief gehende und wenig verzweigte Wurzeln, die teils das Losreißen verhindern können, teils Wasser aus großen Tiefen heraufschaffen können, wenn die Oberfläche ausgetrocknet ist, haben viele Arten, z. B. *Psamma*, *Elymus*, *Carex arenaria* (zweierlei Wurzeln; vgl. Buchenau, III; Warming, VII) und *Eryngium*. Die Wurzelhaare funktionieren lange; die Sandkörner haften an den Wurzeln mehrerer Arten, z. B. beim Helm und bei *Elymus arenarius*, mit besonderer Kraft fest.

Sandvegetationen wie die behandelten mit ähnlichem oder anderem Schutz gegen Transpiration, mit vielen bei uns unbekannten Lebensformen findet man auch sonst auf der Erde, sind aber bisher ökologisch wenig untersucht worden. Eine Einteilung in Klassen ist noch unmöglich. Unserer nordischen Vegetation am ähnlichsten ist natürlich die an anderen Küsten Nordeuropas vorkommende; aber es kommen andere Arten hinzu, z. B. *Euphorbia Paralias* und *Calystegia Soldanella* in Holland und weiter südlich. Auch in dem Inneren Europas treten ähnliche Vegetationen auf, z. B. auf dem alten Meeresboden der ungarischen Ebenen; Borbas und Kerner haben dessen Vegetation geschildert. Hier findet man im Einklange mit dem losen Boden dieselben meterlangen Wurzeln und Rhizome (z. B. bei *Festuca vaginata*, die hier die Rolle des Helms zu spielen scheint) und denselben Schutz gegen Transpiration; von hier werden auch knollenförmige unterirdische Organe angeführt.

Die Dünen an der französischen Mittelmeerküste sind nie-

drig und unbedeutend; die Flora ist von der unserer Dünen sehr verschieden, namentlich viel reicher an Arten (Flahault, III; F. und Combre), und es scheinen viel mehr Arten graufilzig zu sein. Im Rhonedelta sind die Dünen mit fast undurchdringlichen, aromatischen Macchie bewachsen, deren Gebüsch aus *Juniperus Phoenicea* (die 6—8 m hoch wird), *Pistacia Lentiscus*, *Phillyrea angustifolia*, *Tamarix Gallica*, *Ruscus aculeatus* u. v. a. besteht.

In Afrika kommen ungeheure Gebiete mit Sandboden, teils an den Küsten, teils im Inneren vor (Sahara etc.). Echte Flugsanddünen findet man in der Sahara (vgl. Fig. bei Schirmer) und von da bis nach Syrien. Die Vegetation ist am Tage der brennendsten Hitze und nachts einer bedeutenden Kälte ausgesetzt; hier giebt es eine sehr lange trockne Zeit und eine kurze Vegetationszeit; die Pflanzen müssen dazu eingerichtet sein, teils sich gegen jene zu schützen, teils diese auszunutzen (vgl. S. 253, Wüstenvegetation). Als Charakterpflanzen werden *Aristida pungens* (Graminee), *Calligonum comosum* u. a. Arten (Polygonaceen), *Ephedra alata* u. a. angeführt, die man teilweise in den Sandwüsten Asiens wiederfindet.

Kotschy schildert das unendliche, isabellgelbe Sandmeer östlich von Suez; Dünen bildet hier z. B. *Nitraria tridentata*. Von den Sandgegenden Asiens kann ferner angeführt werden, daß auf den Sanddünen der Kirgisensteppen *Pinus*, *Betula*, *Populus*, *Salix* und *Ulmus* zusammen wachsen. Die besten sandbindenden Pflanzen der transkaspischen Steppen sind *Carex physodes* und *Aristida pungens*. Auf Sandboden treten außerdem die teilweise blaugrünen und blattlosen Arten von *Calligonum*, *Ephedra* und *Ammodendron* (Papilionacee) auf, auch die merkwürdigen Saxaul-Bäume (*Haloxylon Ammodendron*), die beinahe Wälder bilden (vgl. S. 310, Halophytenvegetation).

Von den Sandpflanzen der Küsten des indischen Ozeanes ist, nach Cleghorn und Goebel, besonders *Spinifex squarrosus* hervorzuheben, ein blaugrünes, steifes Gras mit weit kriechenden, unterirdischen Ausläufern und schmalen Blättern. Seine fast kopfgroßen Blütenstände sind kugelförmig, federleicht und haben steife, elastische, lange Ahrenstiele, die nach allen Seiten auseinander spreizen, und werden, in großen Sprüngen hüpfend, vom Winde über den Sand hin gerollt und streuen bei dieser Bewegung ihre Samen aus.

In Nordamerika sind z. B. die Dünen von Nebraska mit folgenden sandbindenden Gräsern bewachsen: *Calamovilfa longifolia, Redfieldia flexuosa, Eragrostis tenuis, Muehlenbergia pungens* (Rydberg, 1895).

In Südamerika kommen Sandvegetationen an den Küsten, aber auch ungeheure Sandgebiete und mächtige Dünen in dem Inneren der Argentinischen Republik vor (Brackebusch). Außer mehreren Grasarten *(Cenchrus, Diachyrium, Bouteloua)* wachsen hier andere, meistens scheinbar blattlose Pflanzen: die Zygophyllee *Bulnesia Retamo*, eine echte Sandpflanze, die dem Vordringen des Sandes oft eine Grenze steckt, *Ephedra*- und *Cassia*-Arten, *Mimosa ephedroides*, die Boraginacee *Cortesia cuneata* u. a.

Psammophile Gebüsche und Wälder. Schon in unserer Natur findet man psammophile Gebüsche, nämlich die von *Hippophaë rhamnoides* gebildeten, keineswegs unbedeutenden Gestrüppe in Nordwest-Jütland; sie haben durch ihre schmalen Blätter, ihre dichte Schildhaardecke und ihre Dornbildungen eine ganz xerophile Natur (Näheres bei Warming, VII). In neuerer Zeit legt man auf vielen Dünen Baumpflanzungen an; es sind natürlich immer nur xerophile Arten, um die es sich handeln kann, in Dänemark meistens *Pinus montana* Mill. und *Picea alba*, auf der kurischen Nehrung *Pinus silvestris* und *P. montana* Mill., an den Küsten Frankreichs *Pinus maritima* u. a. Von anderen psammophilen Gebüschen wurden die im Rhonedelta vorkommenden genannt (S. 248).

In den Tropen giebt es xerophile Strandwälder, in Brasilien z. B. die sogenannte Restinga, in Ostasien und Australien die *Barringtonia*-»Formation« (Schimper). Die Bäume sind niedrig und haben gekrümmte Stämme und Zweige mit lederartigen, fleischigen oder auf andere Weise xerophil ausgestatteten, oft großen Blättern, die alle durch die Trockenheit der Natur ausgeprägt worden sind. Zwischen den Bäumen treten Sträucher auf, die oft dornig sind; Lianen und Epiphyten fehlen auch nicht, und das Ganze kann sehr dicht und unwegsam sein. In der amerikanischen Natur spielen Kakteen eine wichtige Rolle, in der ostasiatischen hingegen z. B. *Casuarina*-Arten mit ihren schachtelhalmähnlichen, fast blattlosen Rutenzweigen.

In Westindien tritt eine ganz entsprechende Vegetation auf, die man nach dem in ihr gemeinen Baume *Coccoloba uvifera Coccoloba*-Vegetation nennen kann (Eggers). Diese, ferner die Restinga und die *Barringtonia*-Vegetation müssen wahrscheinlich zu derselben Vereinsklasse gestellt werden: zu den tropischen psammophilen Laubwäldern.

Auch Deutsch-Südwestafrika hat dichte, hier und da undurchdringliche Gebüsche, die die Dünenhügel des Strandes mit Lebenstypen bedecken, welche entweder zu der Eriken-, der Myrten- und der Oleanderform, aber zu sehr verschiedenen Familien gehören, oder welche durch eine stark wollige Behaarung oder auf andere Weise an starke Transpiration angepasst sind. Ein sehr merkwürdiger Strauch der afrikanischen Dünen ist die Cucurbitacee *Acanthosicyos horrida*, welche die Höhe eines Mannes erreicht. Ihr fehlen Blätter; aber Dornen sitzen auf den verfilzten Zweigen paarweise, so dicht und in solcher Menge, daß undurchdringliche Gebüsche wie unsere *Hippophaë*-Gebüsche entstehen. Die Wurzeln können 15 m lang und länger werden und die Dicke eines Armes erreichen; sie dringen bis zum Grundwasser hinab. Die Winde häufen den Sand um die Pflanzen auf, aber die Sprosse wachsen mit den Sandmassen und kommen wieder nach oben, ganz wie der Helm in unseren Dünen (Marloth, III).

14. Kap. Tropische Wüsten.

Die Bezeichnung »Wüste« ist nicht streng wissenschaftlich; sie bedeutet im allgemeinen nur ausgedehnte Gebiete, wo kein Leben vorkommt oder wo sich nur ein außerordentlich schwaches Leben zeigt. Das Meer ist trotz seines Reichtumes an Organismen für das Auge des Laien eine ungeheure »Wasserwüste«; man spricht von den »Schnee- und Eiswüsten« der Polarländer. Es giebt sowohl in den Hochgebirgen als auch in den tropischen Tiefländern Wüsten, und in Persien kommen Salzwüsten vor, pflanzenlose und weißgraue Salzflächen von vielen Quadratmeilen Ausdehnung.

Indessen wird der Name doch gewöhnlich für solche weit ausgedehnten Gegenden auf beiden Seiten des tropischen Waldgürtels angewandt, die sich durch eine außerordentliche Hitze und durch

Mangel an Feuchtigkeit auszeichnen, wo die Niederschläge bisweilen nur wenige mm jährlich erreichen und wo die Vegetationsperioden durch den Mangel an Feuchtigkeit verursacht werden. Solche Wüsten werden in diesem Kapitel behandelt.

Es ist nicht der Nahrungsmangel des Bodens, der die Wüstenbildung hervorruft, sondern einzig und allein die Trockenheit. Was das Wasser ausrichten kann, zeigen uns die unterirdisches Wasser führenden Oasen und die Wadis (trockne Flußthäler) der Wüsten.

Der Boden der Wüsten ist keineswegs gleichartig. Es giebt Gebiete mit lauter Sand, weite Sandflächen und Dünen, die allmählich vom Winde umgeformt werden; ihre Vegetation wurde im vorigen Kapitel besprochen. In anderen Gebieten, wie an vielen Orten Nordafrikas, ist der Boden wesentlich fester Fels; diese lithophile Vegetation wurde schon im 7. Kapitel besprochen. Es giebt andere Gebiete, wo die vereinigten Kräfte der Erosion, der Sonne und des Windes die Felsen in eine Unzahl von Steinen und Grus zerteilt haben. Man findet z. B. in Ägypten »Kieselwüsten (Serîr)«, wo abgerundete, braunschwarze, klingende Kieselgeröllstücke die wesentlich sandigen Flächen weithin bedecken und von ferne über dem rotgelben Wüstensande dunkel erscheinen; Grussteppen (»steppes rocailleux«, Trabut) kommen ferner in Algier vor, und ausgedehnte, steinige Hochebenen, die »Hammada« der Eingeborenen, mit scharfkantigen Sand- und Kalksteinen, bilden den größten Teil der Sahara; auch auf der oberen Karroo-Terrasse des Kaplandes trifft man wasserlose Steinwüsten an. Endlich giebt es Wüsten, deren Boden aus einem an Steinen reichen, festen, rötlichen Thon besteht, der in der trocknen Zeit fest und steinhart wird, so daß er Risse erhält, und fast als ein Felsenboden zu betrachten ist, z. B. auf den Hochebenen Mexikos.

Der Wüstenboden ist heiß; in den afrikanischen und den asiatischen Wüsten erreicht seine Temperatur nicht weniger als 50 bis 60° C., und an der Loangoküste hat man Temperaturen von 75—80° C. gemessen, einmal sogar fast 85° C. (Hann, Klimatologie, S. 381).

Die Wüstenvegetation gleicht der der Felsenfluren in vielen Punkten, zunächst darin, daß die Pflanzendecke nie zusammenhängend ist; die Pflanzen stehen in vereinzelten, weit voneinander entfernten Individuen, und manche Gebiete sollen absolut pflanzenlos sein. Die

Farbe der Vegetation ist graugrün, aber auch hier bestimmt die Farbe des Bodens die der Landschaft. Ferner stimmen die beiden Vegetationen darin überein, daß die Pflanzen verkrüppelte Zwerge sind. Rasenform und Strauchform sind allgemein, wie in der Felsenvegetation, und weit wandernde, unterirdische Sprosse findet man nur da, wo der Boden sandig wird. Ferner ist die Vegetation ausgeprägt xerophil, in enger Anpassung an die starke Sonnenhitze, an die oft außerordentlich starke Erwärmung des Bodens und die oft viele (bis neun) Monate lange trockne Zeit; was in den Felsenfluren durch Kälte und Wind hervorgerufen wird, verursachen hier Hitze und Regenmangel.

Als Typus wählen wir die von Volkens vorzüglich bearbeitete ägyptisch-arabische Wüste. Sie ist ein Gemisch von Felsen-, Grus- und Sandwüsten, wo oft in 8—9 Monaten kein Regentropfen fällt. Es regnet fast nur im Winter (December bis April). Nirgends hat man die Luft am Tage trockner gefunden als in Nordafrika (10—25 % relative Feuchtigkeit), und nachts kann die Temperatur sehr bedeutend fallen; das Sättigungsdefizit der Luft wird dann sehr gering, und eine reichliche Taubildung, die einzige oberirdische Wasserquelle in der langen trocknen Zeit, kann eintreten. Die Luft kann in dieser Zeit über 50° C. erwärmt werden, und der Boden ist am Tage in der Regel bedeutend wärmer als die Luft. Im allgemeinen herrscht in dieser Zeit eine vollkommene Windstille, besonders in den Thälern.

Das Gepräge der Vegetation ist in der trocknen Zeit folgendes. Die meisten Pflanzen sind grauweiße, oder schmutzig grüne, niedrige, bisweilen halbe Mannshöhe erreichende, abgerundete, halbkugelförmige Sträucher, und teilweise niedrige, meistens niederliegende, rasenförmige Kräuter; selten treten windende oder mit größeren bleibenden Blättern versehene Kräuter auf.

Kaum sind etwa Anfang Februar die ersten Regengüsse gefallen, so belauben sich die strauchartigen Pflanzen und blühen bald, und es keimen sehr viele »ephemere« Arten mit einer Lebenszeit von 1—2 Monaten; auch einige wenige saftreiche, daher länger dauernde einjährige Arten entwickeln sich (z. B. *Mesembrianthemum*; vgl. S. 200). Nach der Anzahl der einjährigen Arten besteht also ein außerordentlicher Unterschied zwischen der Wüstenvegetation und

der subglacialen Vegetation (S. 220). Demnächst sprießen eine Menge Zwiebelpflanzen hervor, deren Sprosse und Blüten fertig vorgebildet lagen und nur auf Regen warteten, um sich voll zu entwickeln. Diese Frühjahrsflora erinnert an die subglaciale Vegetation, wo es jedoch nur wenige Zwiebelpflanzen giebt.

Ferner kommen sehr viele andere, mehrjährige Kräuter mit Erdsprossen und gewiß meistens mit einer vielköpfigen primären Wurzel vor; viele haben Rosettensprosse und breiten die Blätter flach auf dem Boden aus.

Bei den einjährigen oder »ephemeren« Arten giebt es im Bau natürlicherweise nur wenig, was Anpassung an das trockne Klima zeigt; denn das Leben verläuft ja gerade unter den günstigsten Verhältnissen, und die wesentliche Anpassung ist seine kurze Dauer. Aber bei allen anderen Arten zeigt sich die Anpassung auch im Bau. Die Bauverhältnisse der Succulenten und der Zwiebelpflanzen wurden S. 202 ff., die Wassergewebe und die mit Wasser erfüllten Haare S. 199 ff. behandelt. Die Blätter der Gräser sind kurz, steif, eingerollt, saftarm; viele Sträucher haben blattlose Sprosse, oder solche mit schuppenähnlichen Blättern, z. B. *Tamarix*, *Ephedra*, *Polygonum equisetifolium*; viele Blätter werden zu Dornen, etc.

Südafrika hat ähnliche Grus-, Sand- und andere Wüsten wie Nordafrika, die jedoch weniger pflanzenarm sind (die Kalahari, die Karroo, Groß-Namaqua-Land etc.); viele merkwürdige Lebensformen entwickeln sich hier. Von diesen sei hier an *Welwitschia mirabilis* erinnert, welche Welwitsch im Damaralande entdeckte; auf einer ganz trocknen Ebene fand er außer wenig Gras nur diese Art, die ihre beiden einzigen, riesigen Laubblätter auf dem trocknen Boden ausbreitet, ihre Wurzeln tief hinabsendet und das ganze Jahr ununterbrochen vegetieren kann, ohne durch Kälte oder Trockenheit zum Stillstande gezwungen zu werden.

Viele Wüstenpflanzen Südafrikas haben oberirdische Knollen, die den Steinen, zwischen denen sie wachsen, so ähnlich sind, daß es in der trocknen Zeit, wenn sie keine Blätter haben, fast unmöglich ist, sie ohne nähere Betrachtung von den Steinen zu unterscheiden, was Wallace als Mimicry auffasst (S. 204 ff.).

Hier findet man eine Menge Zwiebel- und Knollenpflanzen (Liliaceen, Amaryllidaceen, Iridaceen, Oxalidaceen u. a.), Succulenten

in großer Mannigfaltigkeit und Anzahl von Individuen (nach Bolus gehören in gewissen Gegenden der Karroo 30 % der Vegetation zu diesem Typus, z. B. *Mesembrianthemum*, *Euphorbia*, *Aloe*, auch Pelargonien) und saftarme Xerophyten vieler verschiedenen Familien: Proteaceen, Restionaceen, Mimosaceen (*Acacia*-Arten) etc.

In allen diesen Wüsten beobachtet man dieselbe überraschend schnelle Entwicklung der Vegetation, wie in Ägypten oder in dem hohen Norden, wenn in den Monaten Juni oder Juli die ersten Regengüsse gefallen sind und der Frühling kommt. Grüne, frische Sprosse erscheinen plötzlich, und zahlreiche, oft prächtige Blüten entfalten sich auf den trocknen Sträuchern oder sprießen aus dem bisher trocknen Boden hervor.

Losgerissene Pflanzen der Wüsten. Sowohl in vielen Wüsten, als auch in der verwandten Steppennatur, in welche die Wüstennatur oft übergeht, findet man gewisse Arten, die von dem Boden losgerissen werden und eine Zeit lang umhertreiben (»Steppenläufer«). Unter diesen wird von alters her die »Rose von Jericho« (*Anastatica Hierochuntica*) aufgeführt, aber nach Volkens mit Unrecht. Jedoch gehört eine Composite, *Odontospermum pygmaeum*, die nach Schweinfurth die wahre »Rose von Jericho« sein soll, hierher, und in Südafrika kommt eine Amaryllidacee, *Brunsvigia*, vor, deren Fruchtstand nach Bolus ähnlich ein Spiel der Winde ist, wie die Fruchtstände von *Spinifex* in den Dünen Ostindiens (S. 248). Schließlich kann auch an die der lithophilen Wüstenvegetation angehörige Krustenflechte *Parmelia esculenta* erinnert werden, die durch Stürme von den Felsen losgerissen und massenweise als »Manna» fortgeführt wird und an anderen Stellen niederfällt; sie gehört zu den häufigsten Erscheinungen der Wüsten von Centralasien bis nach Algier.

15. Kap. Xerophile Gras- und Staudenvegetation (Steppen und Prärieen).

Indem wir zu Xerophytenvereinen fortschreiten, die an Individuen reicher sind, kommen wir von den Wüsten am natürlichsten zuerst zu den stauden- und grasreichen Vereinen, die als Steppen und Savannen bekannt sind, und zu den sich ihnen anschließenden

Abänderungen. Diese Vereine sind alle an Gegenden gebunden, die im Binnenlande der großen Kontinente liegen und von den Meeren gewöhnlich durch Gebirge und Wälder geschieden werden, welche die Feuchtigkeit der von den Meeren kommenden Winde aufgenommen haben. Die Regenmenge in der Vegetationszeit ist gering und übersteigt im Prärieengebiete auf dem Cordillerenplateau von Nordamerika kaum 50—70 mm, während die relative Feuchtigkeit etwa 50 % beträgt (Mayr). Grasvegetation und Wald begrenzen einander in der Regel; der Wald hält sich an die feuchten Gegenden; wo die Feuchtigkeit für ihn zu gering wird, treten die Grasfluren auf. Auch für die Grasvegetation besteht eine minimale Grenze der Niederschläge und der Luftfeuchtigkeit; wenn diese Grenze nicht erreicht wird, so treten Wüsten auf.

Steppen. Der Ausdruck Steppe stammt aus Rußland und bezeichnet dort die baumlosen oder baumarmen Gegenden Südrußlands, obgleich sie in vieler Hinsicht untereinander abweichen. In der Botanik giebt es mehrere Vegetationen, welche Steppen genannt werden; man spricht von Grassteppen, Strauchsteppen, Salzsteppen, Thon- oder Lehmsteppen, ja selbst von Sandsteppen und Wüstensteppen, neben den nach gewissen vorherrschenden Pflanzengattungen benannten Steppen (*Artemisia*-Steppe, *Stipa*-Steppe etc.). Humboldt rechnet zu den Steppen in weitestem Sinne sogar die nordeuropäischen Zwergstrauchheiden, und Middendorff nennt die Tundren »Eissteppen«.

Die typischen Steppen in engerem Sinne sind die Grassteppen, z. B. die baumlosen, meistens mit Gräsern und anderen Stauden bewachsenen ausgedehnten Ebenen in Südrußland, Ungarn, Centralasien, Nordamerika (Prärieen) und Argentinien (Pampas). Die Pflanzendecke ist nie ein geschlossener Teppich und hat ein xerophiles Gepräge. Durch diese beiden Verhältnisse unterscheiden sich die Steppen von den Wiesen mit ihrer dichten Vegetation und ihren hellgrünen, weich- und breitblättrigen Gräsern und Stauden; aber anderseits ist die Pflanzendecke dichter und höher als in den Wüsten.

Das Gepräge der Steppen wird vom Klima erzeugt, namentlich von der Verteilung der Niederschläge. Es giebt gewöhnlich zwei Ruhezeiten, eine von der Sommerdürre und eine von der

Winterkälte hervorgerufene. Die Steppen haben meistens kein stehendes Wasser und ihre Vegetation hängt von den Niederschlägen stark ab.

Die Grassteppen Südeuropas. Ökologisch und floristisch betrachtet, sind die Steppen Südrußlands und die Pußten Ungarns dieselbe Vegetation (Békétow u. a.). Die Frage nach der Vorgeschichte der Steppen hat in Rußland eine reiche Litteratur veranlasst; einige (Baer, Dokutschajew, Ruprecht, Tanfiljew u. a.) meinen, daß sie immer Steppen gewesen seien, andere (Palimpsestow), daß sie nach Waldverwüstungen aufgetreten seien.

Es ist unentschieden, ob Rußlands »schwarze Erde« (oder Tschernosem), die 3—5 m tief sein kann und außerordentlich fruchtbar, reich an Humus (S. 68) und an Kalk ist (Tanfiljew), das schlammige Ufer eines alten Meeres oder eine Lößbildung sei. Ebenso ist es fraglich, ob die Verteilung von Wald und Steppe vom Klima oder vom Boden abhänge. Baer meinte, daß die lange Trockenheit die Baumlosigkeit der Steppen erzeuge; Middendorff war der Ansicht, daß die heißen und trocknen Winde dieses thäten; Békétow, der Geologe Dokutschajew und Tanfiljew sehen den Salzgehalt des Bodens als einen Grund an, weshalb sich die Wälder nicht des Steppenbodens bemächtigt haben. T. macht darauf aufmerksam, daß der Wald mit dem allmählichen Auswaschen des Bodens vorrückt. Die Wälder findet man in den Steppengegenden unter anderem besonders auf den Höhen der Wasserscheiden, weil diese Höhen am meisten ausgewaschen sind.

Das Klima der Steppe ist kontinental. Sie hat einen außerordentlich heißen und trocknen, östlich der Wolga fast regenlosen Sommer und einen sehr strengen und langen Winter mit heftigen Schneestürmen. Das Frühjahr kommt spät. Die Vegetationszeit dauert nur 2—3 Monate (in Europa vom April bis zum Juni); dann sprießen die Pflanzen eilig aus dem Boden hervor, ganz wie in der trocknen Jahreszeit der Wüsten, frisch, grün und blütenreich. Wenn der Sommer kommt, nimmt die Vegetation einen graugelben und welken Ton an, der Boden berstet und wird staubig. Die Feuchtigkeit des Herbstes kann auf der Steppe wieder etwas Grün hervorrufen; es ist dann, abgesehen von gewissen *Artemisia*- und anderen Arten, besonders die Zeit einjähriger Chenopodiaceen und ähn-

licher Salzkräuter. Die Schneefälle des Winters sind für die Vegetation eine wichtige Wasserquelle.

Das Gepräge der Steppen hängt auch von dem Relief des Landes ab, welches zulässt, daß die Winde über die weiten Ebenen unbehindert und heftig dahinwehen und die Verdunstung steigern.

Auch die Art des Bodens wirkt, jedenfalls stellenweise, bei dem Erscheinen der trocknen Vegetation mit, indem sie das Wasser nur schwierig hinabdringen lässt; es fließt ab oder verdunstet bald, während der von Wald bedeckte Boden grobkörniger ist, so daß das Wasser zu größeren Tiefen hinabdringt und länger bewahrt wird (Kostyscheff).

Daß die angeführten Lebensbedingungen eine xerophile Vegetation hervorrufen müssen, ist leicht einzusehen. Die mehrjährigen Kräuter erhalten ihr Leben wesentlich durch die unterirdischen Teile, die im Boden gegen vollständiges Austrocknen geschützt sind. Die Pflanzen sind teils Frühjahrspflanzen mit Zwiebeln und Knollen, in der Gegend um Orenburg z. B. ein bunter Schmuck von Liliaceen (*Fritillaria*, *Allium*, *Scilla*, *Gagea*, *Tulipa*), *Iris*, *Corydalis*, *Adonis vernalis* u. a., teils sich später entwickelnde Stauden mit tiefer gehenden Pfahlwurzeln und oft graufilzigen Sprossen (besonders weiter nach Asien hin), z. B. Labiatae, Cruciferae, *Artemisia*-Arten, Caryophyllaceae, Malvaceae, Papilionaceae, und viele Gräser, welche die Hauptmasse bilden und den Grundton angeben. Die Gräser sind mehrjährige Rasengräser; die höchsten Rasen bestehen aus *Stipa*-Arten; die Blätter sind schmal, steif, oft stechend; sie bleiben, obgleich in verwelktem Zustande, viele Monate erhalten. Viele einjährige, kurzlebige Arten findet man eingestreut; dieses bildet einen großen Unterschied sowohl gegen die subglacialen Fluren, als auch gegen unsere mesophilen Wiesen und Weiden. Bäume und Sträucher fehlen. Ein genaueres Studium der Samenverbreitung wird wahrscheinlich zeigen, daß teils der Wind, teils die Tiere den Transport der Samen besorgen; dasselbe gilt für andere Grasvegetationen.

Üppigkeit und Reichtum der Steppe sind je nach den Gegenden sehr verschieden und hängen größtenteils vom Boden ab. Auf der besten südrussischen Steppe, deren Boden die erwähnte »schwarze Erde« ist, herrschen *Festuca ovina*, *Koeleria cristata* mit *Medicago falcata*, *Thymus Serpyllum* u. a. vor: auf der weniger guten Steppe

ist das Thyrsagras (*Stipa pennata* und *capillata*) zahlreicher vorhanden, während weniger Stauden auftreten; die schlechteste Steppe ist fast allein mit den hohen Rasen der xerophilen Thyrsagräser, besonders mit denen von *Stipa pennata*, bewachsen. Wie offen der Boden ist, zeigen die interessanten Tafeln von Cornies, auf denen die sorgfältig abgesteckten und ausgemessenen Areale einzelner Arten abgebildet sind.

Zu den Erscheinungen der Steppen gehören auch die S. 254 erwähnten »Steppenläufer«, als welche z. B. *Gypsophila paniculata* und *Rapistrum perenne* vorkommen; wenn diese Pflanzen abgestorben sind, werden sie vom Winde losgerissen und zu kugeligen, oft riesigen Klumpen verfilzt, die von den Stürmen mit meterlangen Sprüngen über die Ebenen fortgeführt werden (»Steppenhexe«).

Ungarns Sandpußten sind den Steppen Südrußlands im großen und ganzen sehr ähnlich; die ökologischen Verhältnisse, die Entwicklung, die Lebensformen, teilweise auch die Arten sind dieselben. Kerner unterscheidet verschiedene Bestände (»Formationen«), z. B. den Federgras-Bestand (»*Stipa*-Formation«), den Goldbart-Bestand, der aus den hohen, dicht aneinander schließenden Rasen der *Pollinia Gryllus* besteht und insoweit von der typischen Steppe abweicht, etc.

Zu den Steppen sind wohl auch die mageren Grasfluren des steinigen Montenegros zu rechnen, die jedoch einen steinigen Boden haben und dadurch einen Übergang zu den später behandelten Felsenheiden bilden. Hassert (Petermann's Mitteil. Ergänzungsheft 115. 1895) sagt von ihnen, daß sie besonders in den Banjani ausgedehnte Flächen überziehen und von den saftigen Matten der Schieferzone leicht dadurch zu unterscheiden sind, daß sie wegen des Mangels an Bodenkrume keine zusammenhängende Grasnarbe tragen, sondern von verwitterten Kalkrippen durchzogen werden. Wohl prangen sie zu der Zeit des Frühlingsregens in sattem Grün und werden von einem reichen Blumenflore bunt durchwirkt. Doch bald schmelzen die Sonnenstrahlen die letzten Reste des Winterschneees, der klüftige Kalk verschluckt die Niederschläge des Sommers, auch einen Teil seiner eigenen Gewässer; die spärlich verteilte, wenig mächtige Bodenkrume kann die Feuchtigkeit nicht lange festhalten: und schon im Juli sieht man nur vertrocknete, vom Vieh zertretene Fluren, deren fahles Gras eine sehr mittelmäßige Heuernte liefert.

Die Steppen Asiens bieten offenbar eine höchst verschiedene Physiognomie dar. Am Altai giebt es Krautsteppen und Grassteppen, die mit ihren wogenden Thyrsagräsern und ihren *Gypsophila*-Arten den Steppen der südrussischen »schwarzen Erde« ähnlich sind (Krassnoff, Martjanow). Es giebt ferner Artemisia-Steppen (Wermutsteppen) mit niedrigen, auf dem braunen Boden zerstreut stehenden Kräutern, die hauptsächlich graugrüne, behaarte, aromatische *Achillea*-Arten und gegen Ende des Sommers *Artemisia*-(Wermut-)Arten sind, außer vielen anderen Arten, die gewöhnlich in folgender Reihenfolge auftreten: im Anfange des Frühjahres zarte, saftreiche, grüne Kräuter (Ranunculaceae, Cruciferae, Papaveraceae, Liliaceae, und einjährige Arten), später mit abnehmender Hitze und Verdunstung andere, teilweise sehr dornige Kräuter (*Xanthium spinosum*, *Alhagi Camelorum*, *Eryngium campestre*, *Ceratocarpus arenarius* etc.) und zuletzt die grauweißen *Artemisia*-Arten mit Salzkräutern, deren Wurzeln tief hinabdringen (Krassnoff). Die Artemisia-Steppe sieht an den Ufern des schwarzen Meeres ebenso aus wie in dem centralen Asien.

Die iberischen Steppen. Die trockne Natur Spaniens hat an mehreren Stellen echte Steppen hervorgebracht, die Willkomm geschildert und durch folgende Verhältniszahlen gekennzeichnet hat: 3/8 Kräuter, 1/4 Halbsträucher, 1/9 Gräser, über 1/20 Sträucher, 1/27 Flechten und Algen. Etwa 1/6 aller Arten haben eine frische, grüne Farbe, 5/6 sind anders gefärbt.

Von interessanten Arten der iberischen Steppen sei das Espartogras (*Stipa tenacissima*) genannt, das mit seinen großen, steifen Rasen auf dem spanischen Hochlande weite Flächen gesellig bekleidet und die nahe verwandten russischen Thyrsagräser ersetzt.

Die Prärieen Nordamerikas sind teilweise echte Steppen und durch dieselben physikalischen Faktoren hervorgerufen: durch kontinentales Klima, lange und strenge Winter mit Schnee und Temperaturen von —25 bis —40°, heiße und trockne, von Mitte Juli ab oft regenlose Sommer mit kalten Nächten. Sie haben eine kurze Vegetationszeit (Mai), die durch vorübergehende Niederschläge eingeleitet wird. Die geringe Luftfeuchtigkeit in der Vegetationszeit

ist der Grund, weshalb Wälder fehlen und Prärieen entstehen. Auch hier kommen jedenfalls in gewissen Gegenden zwei Ruhezeiten vor, ferner dieselben ungeheuren Ebenen mit heftigen Stürmen. Die Prärieen sind riesige Ebenen, an deren Horizont die Krümmung der Erde erkennbar sein kann; ihr Boden soll im Osten fast ebenso wie in Südrußland sein, nämlich ein schwarzer, mit Sand vermischter Thon, der wenigstens stellenweise tiefen, aus den Resten zahlloser, vorausgegangener Vegetationen bestehenden Humus und hierin einen unendlichen Reichtum für kommende Zeiten enthält. Nach Lesquereux ist der Prärieboden ein alter, langsam ausgetrockneter Seeboden. In der Wasserversorgung sind die Prärieen günstiger gestellt als die Steppen Asiens; sie werden vom Regen mehr ausgewaschen, und mächtige Flüsse, denen sich eine Baumvegetation anschließt, durchströmen sie. Sonst sind die Prärieen baumlos oder tragen einen offenen Baumwuchs, der nach Sargent höchstens 10—20% der Pflanzendecke beträgt. Es giebt zwischen den verschiedenen Prärieen bedeutende Unterschiede.

Die östlichen und die nördlichen Prärieen sind reines Grasland, wo zahlreiche Compositen (besonders Heliantheae und Asteroideae), Leguminosen (besonders Galegeae) u. a. Stauden den Gräsern beigemischt sind, die der Landschaft ihr Gepräge geben. Das »Büffelgras« besteht nach Asa Gray namentlich aus *Munroa squarrosa*, den Chlorideen *Buchloë dactyloides* und *Bouteloua*, ferner aus vielen anderen Gattungen (*Stipa*, *Aristida*, *Hordeum*, *Elymus* u. a.). Man nennt dieses Gebiet das Land des Büffelgrases; es ist eine niedrige, sammetartige Grasdecke, die, wenn auch keinen Rasen, so doch etwas Ähnliches bildet, und die nur in der ersten Frühjahrszeit grün, sonst grau ist. Aber sie hat selbst im Winter Nahrungswert. Hier ist, oder richtiger war, die Heimat der großen Bison- und Antilopen-Herden (Asa Gray). An anderen Orten jedoch bestehen die Prärieen aus Gräsern, die fast mannshoch sind (*Spartina cynosuroides*, *Panicum capillare*, *P. virgatum*), und aus vielen Compositen wie *Silphium*, *Helianthus* u. a. Ökologisch sind die Prärieen noch nicht bearbeitet; gewisse östliche Prärieen müssen vielleicht am ehesten zu der Mesophytenvegetation gestellt werden. Mayr giebt an, die Feuchtigkeit sei stellenweise hinreichend groß, daß die Prärie hier einen Wald tragen könnte, und meint, daß die östlichen Teile ursprünglich einen Wald be-

sessen hätten, der durch Präriebrände zerstört worden sei; gerade zu der Zeit der großen Präriebrände (September und Oktober) herrschen die Westwinde vor.

Die westlichen Prärieen (Plains) sind viel trockner und echte Steppen. Zwischen den Rocky Mountains und der Sierra Navada ist die Natur sehr abweichend (nach Mayr sinkt die Luftfeuchtigkeit in der Vegetationszeit bis auf 40—50%, und die Niederschläge des ganzen Jahres betragen nur ca. 100 mm). Es entsteht hier daher wesentlich eine niedrige Strauch- und Halbstrauch-Vegetation; stellenweise, ganz wie in dem inneren Asien, kommen Wüsten mit salzhaltigem Boden oder ohne solchen vor.

Südwärts verändert sich die Natur gleichfalls; hier werden Kakteen, *Agave*- und *Yucca*-Arten und ähnliche Saftpflanzen oder anders gebaute Xerophyten allmählich zahlreicher; einerseits geht die Natur in die Wüsten der Hochebenen von Texas und Mexiko, anderseits in trockne Gebüsche über.

Die Pampas sind das dritte große Steppengebiet. Der Name stammt von den Quichua-Indianern und bezeichnet »grasbewachsene, völlig baumlose ebene Strecken« (Brackebusch). Sie nehmen die große, felsenlose, alluviale Fläche in Südamerika ein, die von dem atlantischen Ozeane bis zu den Anden, von Patagonien bis zu den Wäldern von Paraguay und Brasilien reicht. Die unendliche, ebene oder etwas wellige, gleichförmige, baumlose Fläche ist mit mehrjährigen Gräsern und Kräutern bewachsen, »ein uferloses Meer von Gräsern, wo das Auge am Horizonte keinen Ruhepunkt findet, außer wo die Sonne aufgeht und niedersinkt« (Page; vgl. Grisebach, I). Die Gattungen sind *Melica*, *Stipa*, *Aristida*, *Andropogon*, *Pappophorum*, *Paspalum*, *Panicum* u. a. Zwischen den Gräsern wachsen eine Menge Stauden aus vielen Familien, unter anderem *Verbena*, *Portulaca*, *Solanum*, Apocynaceae, Compositae, *Eryngium* u. a., und merkwürdigerweise sehr viele europäische Arten, die auf meilenweiten Strecken die inländische Vegetation haben verdrängen können: distelartige Compositen wie *Cynara Carduncului*s (die Artischocke), *Silybum Marianum*, *Lappa*, ferner *Lolium perenne*, *Hordeum murinum* und *secalinum*, *Medicago denticulata*, *Foeniculum capillaceum*. In der Flora um Buenos Aires sind nach Otto Kuntze mindestens ³/₄ eingewanderte, meist mediterrane Arten. Übrigens bestehen in

den Pampas floristische Verschiedenheiten, unter anderem nach den Beständen; nach F. Kurtz kann man von einer *Verbena*-Pampa, Junquillo-Pampa (mit einer *Sporobolus*-Art = *Diachyrium arundinaceum*), Tupa-Pampa (mit *Panicum Patagonicum*), Zamba-Pampa, Chinita-Pampa u. a. je nach den herrschenden Arten reden.

Westlich des Paraná, also in den mehr kontinentalen Gegenden, wird die Ahnlichkeit mit den russischen Steppen offenbar am größten, indem die Gräser höher, steifblättriger werden und wie hier in Rasen wachsen, die zwischen einander nackte Zwischenräume lassen. In dieser Hinsicht nähern sich die Pampas dort den Savannen.

Der Boden ist meistens ein sandiger, an manchen Stellen salzhaltiger Löß. Das Klima ist wie in den Steppen und den Prärieen. Regen kann in ganzen Jahren ausbleiben; der Boden wird dann eine trockne, für Wasser undurchdringliche Masse, von der die Gewitterregengüsse nutzlos abfließen. Stürme wehen über die Ebenen unbehindert hin. Jedoch bestehen Unterschiede: die strengen Winter und die lange bleibende Schneedecke kommen nicht vor, und Taubildung ist reichlich. Daher bleibt die Grasdecke lange grün, in gewissen Gegenden auch während des Winters; die Anzahl der einjährigen Arten ist gewiß sehr gering. Die Zwiebelpflanzen treten ebenfalls in unbedeutender Zahl auf. Das Wachstum von Bäumen ist nicht ausgeschlossen, worin sich eine weitere Ähnlichkeit mit der Grassteppe zeigt, und das Pflanzen von Bäumen gelingt selbst da, wo es kein fließendes Wasser giebt. Darwin suchte demgemäß auch einen g e o l o g i s c h e n Grund für die Baumlosigkeit; wahrscheinlich ist dieser der, daß das Land in geologischem Sinne so jung ist.

Ökologisch sind die Arten noch nicht bearbeitet.

Steppen findet man auch in Afrika, z. B. die Nyika-Steppe in Usambara (Engler, II).

Die Steppen schließen sich den Savannen eng an.

16. Kap. Savannen (Campos; Llanos).

Die Savannen gehören den Tropen, besonders ihren höher liegenden kontinentalen Teilen an. Die Vegetation hat nur eine Ruhezeit, die trockne Zeit, steht dann welk da, mit gelbgrauen Tönen,

ist aber keineswegs blütenlos. Die mit xerophil gebauten, oberirdischen Organen ausgestatteten Pflanzen halten diese Zeit aus, wo die Savannen gewöhnlich durch Brände verwüstet werden. Die Regenzeit fällt mit dem Sommer zusammen; bei ihrem Beginne wird alles frisch grün, und die Menge der Blüten vielmal größer. Namentlich die abgebrannten Savannen bedecken sich schnell mit einer frisch grünen, blütenreichen Vegetation.

Die Hauptmasse der Pflanzen sind hohe (ca. ½—1 m hohe), grob- und steifblättrige Gräser, die in Rasen wachsen, zwischen denen man jedoch den gewöhnlich thonigen, roten Boden allenthalben sehen kann, wenn die Pflanzendecke nicht allzu hoch ist. Aber neben ihnen giebt es besonders auf gewissen feuchten Savannen (gewisse Savannen sind einen Teil des Jahres überschwemmt) viele Cyperaceen, z. B. auf denen Guayanas, ferner eine Menge Stauden und Halbsträucher, und im Gegensatze zu den echten Steppen auch Sträucher und Bäume, die wiederum von wenigen Lianen und Epiphyten begleitet werden. Auf vielen Prärieen und Pampas kommen Bäume vor. Sargent nennt sogar nur solche Landschaften Prärieen, von deren Boden 10—20 % mit Bäumen bedeckt sind, während die ganz baumlosen Prärieen Grassteppen seien. In Wirklichkeit besteht jedoch ein allmählicher Übergang von der Grassteppe durch die Prärie etc. zu den Savannen (Campos der Brasilianer). Die mit Bäumen am dichtesten bewachsenen Campos nennen die Brasilianer Campos cerrados, die eine Art niedrige, offene, sonnige Wälder mit gekrümmten und gedrehten Bäumen und einer reichen, aus Gräsern, Stauden und zerstreuten kleinen Sträuchern bestehenden Bodenvegetation sind.

Die Vegetation ist xerophil, und zwar wegen der in vielen Gegenden monatelangen trocknen Zeit, wo oft kein Regen fällt und der Tau ihre einzige Wasserquelle zu sein scheint, ferner wegen des im ganzen trocknen und kontinentalen Klimas. Dieses zeigt sich in folgendem, wo wir zunächst die am besten bekannten, südamerikanischen Savannen, die Campos Brasiliens, zu Grunde legen (Warming, VIII).

Die Pflanzen sind bis auf wenige Prozente mehrjährig; der Grund hierfür ist gewiß darin zu suchen, daß die einjährigen Pflanzen in dem Wettbewerbe mit den hohen, dichten, mehrjährigen unterliegen, außerdem vielleicht in den Savannenbränden und in

anderem. Zwiebel- und Knollengewächse und eigentliche Succulenten sind, jedenfalls in den amerikanischen Savannen, viel seltener als in den Wüsten, was gewiß damit zusammenhängt, daß es keine so kurze, plötzlich eintretende Vegetationsperiode und keine so lange dauernde und extreme trockne Zeit giebt wie in den Wüsten. Die Gräser, welche die Hauptmasse bilden, wachsen in Rasen und bilden sehr selten Ausläufer; ihre Blätter sind gewöhnlich schmal, steif, rauh, behaart und bisweilen mit Wachs bedeckt. Die mehrjährigen Kräuter, ferner viele Halbsträucher und Sträucher haben einen eigentümlichen Wuchs, indem sie in der Erde knollige, unregelmäßige, verholzende Körper aufweisen, die vermutlich sowohl aus Stengeln als auch aus Wurzelteilen, meistens jedoch aus Stengeln, bestehen (S. 204) und von denen zahlreiche, meist ganz unverzweigte oder wenig verzweigte Sprosse emporwachsen. Rasenbildung ist ferner bei verholzenden Arten sehr häufig; einzelne Sträucher können sich über mehrere Quadratmeter ausbreiten. Ausläufer fehlen auch bei den Kräutern, desgleichen oberirdisch wandernde Sprosse. Die Bäume sind durchgehends niedrig, die höchsten in den dichtesten Campos ungefähr so hoch wie unsere Obstbäume, und sind diesen in den gekrümmten Stämmen und Zweigen ähnlich (vgl. S. 210); ihre Rinde hat im allgemeinen einen sehr dicken und leichten, kettenförmig aufgerissenen Kork, der oft durch die Brände geschwärzt ist.

Flechten, Moose und Algen fehlen auf dem Boden ganz und kommen höchstens auf Steinen und Bäumen äußerst spärlich vor.

Die Xerophyten-Natur zeigt sich ferner in der Steifheit der Dikotylenblätter (einige sind so steif und trocken, daß sie im Winde rasseln), ferner in ihrer Richtung, oft in ihrer geringen Größe (jedoch fehlen der erikoide und der pinoide Typus fast ganz) und ihrer starken Behaarung; einige sind kahl und mit Wachs bedeckt, andere drüsenhaarig oder »lackiert«; ätherische Öle findet man bei einer ganzen Reihe Pflanzen, in Südamerika besonders bei Verbenaceen, Labiaten und Myrtaceen. Ein Teil der Gräser und der Cyperaceen hat »Tuniken« (S. 188).

Es giebt viele Abänderungen in der Physiognomie der Savannen, die teils auf der Höhe der Pflanzendecke, teils auf dem Verhältnis zwischen Gräsern und Stauden einerseits, zwischen Sträuchern und Bäumen anderseits beruhen. Es giebt Savannen (brasilianische

Campos), wo die Bäume über dem mit einer 1/2 bis fast 1 m hohen Vegetation bedeckten Boden so dicht zusammenschließen, daß eine Art Wald entsteht, der offen, sonnig, schattenlos und heiß ist, worin man frei wandern, oft sogar nach allen Richtungen reiten kann (Campos cerrados). Es giebt andere Savannen, wo Bäume außerordentlich spärlich und niedrig sind, oder wo sie ganz fehlen und die Gras- und Staudendecke sehr niedrig, fast dem Boden angedrückt ist. Als eine besondere Form der Savannen müssen die Llanos (llano, eben) hervorgehoben werden, die unendlichen Ebenen Venezuelas, die durch Humboldts großartige Schilderung bekannt geworden sind. Es giebt hier sehr wenige Bäume; stellenweise fehlen sie sogar ganz, ausgenommen an den feuchtesten Stellen, wo Palmen *(Mauritia flexuosa, Corypha inermis)* und andere Pflanzen Wälder bilden, die zur Savanne selbst nicht gehören; an anderen Stellen kommen vereinzelte Bäume von *Rhopala* (Proteacee) und anderer Arten vor; aber sonst bilden Gräser eine oft mannshohe Decke, worin Compositen, Leguminosen, Labiaten etc. wachsen. Große Teile der Llanos stehen in der Regenzeit infolge der Überschwemmungen des Orinoko unter Wasser; aber offenbar giebt die lange trockne Zeit der ganzen Vegetation doch ein xerophiles Gepräge, worüber indessen keine näheren Untersuchungen vorliegen.

Über die Llanos vgl. Humboldt, C. Sachs, Ernst.

Die Savannen Afrikas scheinen an vielen Stellen denen Südamerikas sehr ähnlich zu sein. Pechuel-Lösche schildert solche vom Kongo und bezeichnet sie als Campine. Im Kaplande (in Britisch-Kaffrarien) kommen nach Thode ähnlich aussehende Savannen in Gegenden mit Sommerregen und ausgeprägter trockner Zeit vor; jedoch treten hier, gewiß besonders auf mehr bergigem und steinigem Gelände, ein Teil der merkwürdigen südafrikanischen Succulenten auf, wie die mehrere m hohe *Euphorbia tetragona*, *Aloe*-Arten, *Kleinia*-Arten u. a., und außerdem Zwiebelpflanzen. Gräser bilden jedoch die Hauptmasse (Gattungen *Danthonia*, *Panicum*, *Eragrostis*) und stehen dem Vieh das ganze Jahr zur Verfügung. Zwischen ihnen giebt es eine Menge Stauden und Halbsträucher. »Dieser bunte Blumenteppich, in welchem indessen doch die gelben und die weißen Farben vorherrschen, gewährt, an die Physiognomie der Prärieen Nordamerikas erinnernd, einen erfreulichen Anblick, der

nur in der trocknen Periode für einige Wochen vermisst wird« (Thode). Im Frühjahre herrschen wie in Steppen und Wüsten Zwiebelpflanzen und Orchideen, im Sommer Asclepiadaceen, Scrophulariaceen, Gnaphalieen u. a. vor. Später treten Malvaceen, Oxalidaceen u. a. auf, und zu allen Zeiten findet man Leguminosen und Compositen. In diese Decke sind ferner ganz wie in Südamerika einzeln oder gruppenweise stehende Holzpflanzen eingestreut, meistens Akazien; *Acacia horrida*, der Karroodorn, ist besonders bezeichnend; »wohin es sich auch wenden mag, begegnet das Auge des Wanderers dem feinzerteilten Fiederblatte der Akazien« (Thode).

Auch in Angola, der südlichen Kalahari und anderen Gegenden findet man echte Savannen mit hohen Gräsern, welche Rasen, aber keinen Teppich bilden. Hierher scheinen auch die fruchtbaren Buschsteppen von Usambara (Engler) zu gehören, wo sich auf losem Boden ausgedehnte Grasflächen mit vereinzelten Sträuchern und zahlreichen Termitenhügeln vorfinden.

In Ostasien kommen gewisse gesträuchartige Bestände des Alang-Alang-Grases *(Imperata arundinacea)* vor; es giebt auf Java kein zäheres und lästigeres Unkraut als dieses Gras, das sich solcher Stellen bemächtigt, wo der Wald ausgerodet wurde, und das höher als ein m wird. Ob diese Vegetation, in die man Bäume eingesprengt finden kann, mit den Savannen am nächsten verwandt sei, ist wohl zweifelhaft.

Australien. Auf eigentümliche Weise werden Wald und Grasland in Australien vereinigt. In den offenen, hellen *Eucalyptus*-Wäldern stehen die Bäume so weit entfernt, daß ihre Kronen einander nicht berühren können; der Waldboden ist hier eine zusammenhängende Grasdecke mit beigemischten Stauden, die am Anfange der Regenzeit hervorsprießen und einen frischen, saftigen Rasen bilden. In der trocknen Zeit verschwinden viele Pflanzen; am längsten halten Gräser und Compositen aus, ganz wie in den Campos Brasiliens. Das Land erscheint, von ferne gesehen, dicht bewaldet; aber man kann durch diese Wälder reiten, ja nach allen Richtungen fahren. Es besteht offenbar eine große Ähnlichkeit mit den brasilianischen Campos cerrados; nur sind die Bäume viel höher und schlanker, und die Artenzahl ist vermutlich geringer.

Bei allen Savannen, Prärieen und wohl auch bei Grassteppen hat man immer wieder die Frage aufgeworfen: Weshalb fehlen die Bäume, oder weshalb kommen wenige und zerstreute Bäume vor? Die Gründe hierfür sind gewiß teils geologische, teils klimatische. Das brasilianische Hochland war ursprünglich vermutlich bewaldet, aber allmählich erhielten die centralen und ältesten Teile, als sich das Land in immer größerer Ausdehnung hob, ein kontinentales und trockneres Klima, und die Waldvegetation wurde in Campos umgewandelt (Warming, VIII, IX). Die eigentümlichen Formen der Bäume und vieler anderen Pflanzen werden hier nicht nur durch das Klima, sondern auch durch die Campos-Brände verursacht. Auf Java und Sumatra sind Savannen nach Junghuhn durch Zerstören von Wäldern entstanden. Die großen Pampas-Ebenen sind vermutlich ein geologisch zu junges Land, als daß eine Baumvegetation einwandern konnte, und vielleicht gilt dasselbe für die nordamerikanischen Prärieen, deren Boden nach einigen ein alter Seeboden ist. Auch die Llanos sind mit einer relativ jungen Vegetation bedeckt, die von den Gebirgen Guayanas und Venezuelas eingewandert ist (Ernst). Zwischen dem Alter einer Vegetation und ihrem Artenreichtum besteht ein bestimmtes Verhältnis. Die Llanos, die Pampas, die Prärieen z. B. sind, nach dem, was über sie vorliegt, offenbar jünger und zugleich viel artenärmer als die uralten Hochländer Brasiliens und Guayanas. Auch die Artenarmut Nordeuropas, namentlich in dessen Wäldern, ist gewiß dem wegen der Eiszeit relativ jungen Alter eines Teiles der Vegetation zuzuschreiben (Warming, IX).

17. Kap. Felsenheiden.

Auf Steppen und Savannen sind die Gräser vorherrschend, aber Stauden, Halbsträucher und Sträucher in der Minderzahl; es giebt indessen eine andere xerophile Vegetation, bei der das Umgekehrte der Fall ist, die aber im übrigen je nach den Gegenden ein sehr verschiedenes Aussehen hat. Im allgemeinen kann sie Felsenheide genannt werden, weil der Felsenboden der Oberfläche nahe liegt und oft zu Tage tritt, wodurch die ganze Vegetation sehr mannigfaltig wird; übrigens ist der Boden gewiß gewöhnlich ein fester Thon. Beispiele für diese Art Vegetation sind folgende.

Die Garigue. Von den trocknen, hügeligen und bergigen Gegenden Südfrankreichs bis zu den Felsen Griechenlands und Syriens findet man eine sehr verbreitete, in Frankreich la garigue genannte Vegetation. Flahault (II, III) hat sie wiederholt behandelt. Der Boden hat keinen Humus, die Felsen liegen oft nackt; aber kleine Sträucher, Halbsträucher und Kräuter bemächtigen sich doch des Bodens und der Felsenspalten und schmücken sie trotz der scheinbaren Dürftigkeit mit einer bunten Mannigfaltigkeit. Nirgends schließen sie sich jedoch zu einer gebüschartigen Decke zusammen; die Farbe der Landschaft wird mehr durch den Boden als durch die Vegetation hervorgerufen. Hier entwickelt sich die echte mediterrane Flora. Der Winter hemmt deren Entwicklung kaum; gewisse Arten wachsen das ganze Jahr hindurch, z. B. *Ruscus aculeatus*, und mitten im Winter kann man viele Pflanzen blühend finden. Das Frühjahr (April, Mai) ist die schönste Zeit der Vegetation. Der Sommer hingegen mit seiner Regenlosigkeit und Hitze bringt eine Ruhezeit hervor, und die Pflanzen müssen sich, um sie aushalten zu können, gegen die starke Transpiration wappnen, was sie auf sehr verschiedene Weise besorgen, z. B. indem sie die Transpirationsflächen einschränken, sich mit Wollhaaren bekleiden, ätherische Öle ausscheiden, oder unterirdische Zwiebeln und Knollen etc. bilden. Hier findet man eine Menge niedrige Sträucher und Halbsträucher, wie die dornige *Genista Scorpius*, die aromatischen Labiaten *Lavandula Spica*, *Thymus vulgaris* und *Rosmarinus officinalis*, ferner die drüsenhaarigen, aromatischen und großblütigen *Cistus*-Arten, *Pistacia Terebinthus* und *Lentiscus*, *Phillyrea angustifolia*, *Euphorbia dendroides* u. a.; auch verholzende Umbelliferen *(Bupleurum fruticosum)*, *Plantago*-Arten *(P. Cynops)*, Boraginaceen *(Lithospermum fruticosum)* u. a. treten auf; »je heißer und trockner die Natur ist, desto mehr verholzende Arten«. Auch die Anzahl der Zwiebel- und der Knollenpflanzen ist groß; Arten von *Narcissus*, *Iris*, *Asphodelus*, *Muscari*, *Tulipa*, Orchidaceen u. a. schmücken die Felsen im Frühjahre. Einjährige Pflanzen sind verhältnismäßig zahlreich, da das Klima heiß ist und es genug offenen Boden für sie giebt. Die krautartigen Pflanzen gehören meistens zu den Gramineen, Compositen, Papilionaceen und Labiaten und sind so zahlreich, daß sie die Physiognomie der Vegetation bestimmen. Von den Gräsern kann namentlich das gesellig wachsende, borstenblättrige

Brachypodium ramosum genannt werden. Die aromatischen Pflanzen sind außerordentlich zahlreich; überall bemerkt man das starke Aroma der Labiaten, *Cistus*-Arten, Terebinthinen (*Ruta* u. a.), der Leguminose *Psoralea bituminosa*, der Compositen u. a.

Die Garigue schließt sich einerseits an die Steppen und namentlich an die Savannen, anderseits an die Macchie und andere Xerophytengebüsche an. Sie ist natürlich nicht überall gleichartig. *Asphodelus*- und *Acanthus*-Arten scheinen der Garigue von Attika ein besonderes Gepräge zu verleihen.

Hier kann man die Dornstrauch-Steppen Asiens anscheinend am nächsten anschließen, eine Mittelform zwischen der echten Steppe und den xerophilen Gebüschen, die im nächsten Kapitel behandelt werden. Man findet sie besonders in Persien, Tibet und anderen Gegenden Centralasiens. Der Boden ist thonig und steinig. In der gleichfalls offenen Vegetation spielen Gräser nicht die Rolle wie sonst in Steppen, sondern es kommen dornige Sträucher vor, namentlich auf mehr steinigem Boden; jedoch stehen diese keineswegs so dicht, daß sie ein Gebüsch bilden. Es sind hauptsächlich Papilionaceen (*Astragalus*-Arten, *Alhagi Camelorum*, *Caragana*-Arten, *Halimodendron argenteum* u. a.), denen sich viele Compositen anschließen, besonders solche der Gattungen *Artemisia*, *Cnicus*, *Echinops*, *Centaurea* u. a., ferner Caryophyllaceen, Staticeen, mächtige Umbelliferen (*Scorodosma*, *Narthex*, *Dorema*, *Ferula*) und *Rheum*-Arten.

Als ein anderes Beispiel einer Vegetation, wo zerstreut wachsende Sträucher und Halbsträucher mit Kräutern gemischt die Hauptrolle spielen, sei das trockne und öde Land zwischen den Rocky Mountains und der Sierra Nevada genannt. Es herrschen nach Asa Gray besonders *Artemisia*-Arten, verholzende Compositen mit kleinen Köpfchen und Chenopodiaceen vor. Nach Watson ist keine Stelle, selbst in der trockensten Jahreszeit, ohne Vegetation. Bäume fehlen; Grasteppiche findet man auch nicht, wohl aber einige vorherrschende Arten strauch- oder halbstrauchartiger Pflanzen, die anscheinend alle andere Vegetation ausschließen. Kennzeichnend sind auch die gleichförmig, gefärbten, vorzugsweise grauen oder dunkel olivenfarbigen Kräuter. Am häufigsten ist *Artemisia tridentata*

(»everlasting sage-brush«), ein Strauch, der so weite Gebiete bedeckt, daß das Auge sie nicht überschauen kann; jedoch wächst er nie so dicht, daß er den Weg unfahrbar macht; meistens ist er nicht viel höher als etwa 1 m. Mit ihm zusammen wachsen auf dem oft salzhaltigen Boden z. B. *Atriplex confertifolia* und *canescens*, *Kochia prostrata*, *Artemisia spinescens*, *Eurotia lanata*, *Grayia polygaloides*.

Hierher müssen wir ferner die felsenreichen und trocknen Hochebenen von Texas und Mexiko stellen. Hier treten wieder andere Lebensformen auf, die in der alten Welt fehlen, z. B. *Agave*-Arten, *Yucca*-Arten und vor allem Kakteen. *Cereus giganteus*, der mexikanische Riesenkaktus, streckt seine gigantischen Armleuchtern ähnlichen Zweige bis zu 18 m Höhe empor und bedeckt die niedrigeren Berge, so daß sie von ferne aussehen, als ob sie mit Nadeln bespickt wären. Andere Kakteen bilden kurze, reich verzweigte, mit weißlichen Stacheln übersäte Stämme, oder liegen zu einem Gebüsche verflochten auf dem Boden. Viele von ihnen werden von den Eingeborenen als giftig angesehen; jedenfalls ist es äußerst schwierig und schmerzhaft, sie aus dem Fleische herauszureißen, wenn sie sich in dieses eingebohrt haben, was oft durch Widerhaken geschieht. *Opuntia*-Arten mit roten und gelben Dornen erheben sich längs der Wege und sind stets zerrissen; aber wo ein Stück auf der Erde liegt, da schlägt es Wurzeln und wächst zu einer neuen Pflanze heran. Auch fehlen nicht die hohen, eingetrockneten Blütenstände von *Agave*- und *Yucca*-Arten, und spärliches, tief eingewurzeltes Gras vermag die monatelange regenlose Zeit auszuhalten. (Nach Mayr).

Die Felsenheiden müssen gewiß in mehrere Klassen geteilt werden, worüber jedoch nähere Untersuchungen anzustellen sind.

18. Kap. Xerophytengebüsche.

In den trocknen und heißen Gegenden der Erde, besonders in den tropischen und den subtropischen findet man überall Gebüsche xerophil gebauter Sträucher, die gewöhnlich dicht und undurchdringlich, steifblättrig, dornenreich und schmutzig grün sind; sie können oft als Dorngebüsche bezeichnet werden und sind gewöhnlich immergrün. Einen Übergang zu ihnen bilden die im vorigen Kapitel behandelten Felsenheiden.

In unserer nordischen Natur sind diese Gebüsche selten. Es können folgende genannt werden.

Die *Hippophaë*-Gebüsche, die z. B. in Nordwestjütland zahlreich sind, oft auf Sandboden wachsen (S. 249) und aus niedrigen (etwa 1/2—1 m hohen), stechenden und verfilzten Sträuchern mit matten, durch Schildhaare silbergrauen Blättern bestehen. Der dichte Bestand wird namentlich durch die starke Bildung von Wurzelsprossen hervorgerufen (Warming, VII).

Ähnliche Dorngebüsche findet man z. B. in dem südlichen Norwegen auf Silurboden, in Schweden und Mitteldeutschland an sonnigen und steinigen Stellen; sie bestehen aus *Prunus spinosa* nebst *Berberis, Crataegus, Rosa* und *Rubus*, oder hauptsächlich aus *Juniperus communis*, oder, z. B. in Schottland, aus *Ulex Europaeus*. Gebüsche von *Juniperus* findet man auch an vielen andern Stellen, z. B. in der transkaspischen Bergflora *(J. excelsa)*.

An die subglaciale Vegetation sich anschließend treten Gebüsche teils solcher Arten, die anderswo Hochwälder bilden, teils eigener, niedrigerer Sträucher auf. Die Individuen haben überall die niedrigen Formen mit krummen, gedrehten Stämmen und Zweigen, die S. 37 ff. und 210 ff. behandelt wurden.

Als Typen dieser subglacialen Gebüsche echter Sträucher seien folgende genannt.

Die Alpenrosengebüsche in den Alpen, den Pyrenäen und unter höheren, waldähnlicheren Formen im Himalaya werden von *Rhododendron*-Arten gebildet, bisweilen in Gesellschaft mit *Juniperus communis* (dem Wacholder); der Verdunstungsschutz sind hier Schildhaare und Harzüberzug. Diese Gebüsche schließen sich den Zwergstrauchheiden nahe an. — In dem hohen Norden, z. B. auf den Tundren Lapplands, treten *Betula nana* (die Zwergbirke) und andere Birken als Sträucher auf, welche niedrige, flach gedrückte Gebüsche bilden, oft zusammen mit Weiden (grauhaarige *Salix glauca*, *S. lanata* u. a. Arten). Gleich oberhalb der Baumgrenze tritt in den Gebirgen Skandinaviens eine Grauweiden-Zone mit *Salix lanata*, *S. glauca* u. a. auf, deren Blätter gegen starke Transpiration im ganzen durch Haarfilz, aber auch durch dicke Haut, Wachsbildungen etc. geschützt sind. In Grönland findet man noch um den 70. ° n. Br. ähnliche Weidengebüsche, die bis 1 m hoch werden, deren Stämme

und Zweige dicht verflochten sind und die aus *Salix glauca* und *Betula nana* bestehen. Diese Gebüsche müssen jedoch vielleicht am ehesten zu den mesophilen Vereinen gerechnet werden (vgl. später). Desgleichen bilden Zwergbirke, Weiden und Wacholder gemeinsam auf den Gebirgen Norwegens ausgedehnte, niedrige ($^1/_2$—$^2/_3$ m hohe) Gebüsche, die am meisten den Alpenrosengebüschen der Alpen entsprechen.

Gestrüppe der Zwergbäume. Auf hohen, windigen Stellen der Gebirge und an windigen Orten der hohen nördlichen Breiten treten Gebüsche oder Zwergwälder solcher Baumarten auf, die anderwärts Hochwälder bilden. Die Rottanne *(Picea excelsa)* z. B. tritt in Lappland als kriechender und wurzelschlagender Strauch auf; sie nimmt eigentümliche, abgerundete, äußerst dicht verzweigte, niedrige Gestrüppformen an und kommt so teils einzeln, teils in ausgedehnten Matten oder Gebüschen vor, indem sie ihre dünnen Zweige in der Flechtenheide teilweise verbirgt (Figuren bei Kihlman, I). Ihr Verdunstungsschutz beruht auf dem Bau der Blätter. — Auch die Kiefer *(Pinus silvestris)* und, in Sibirien z. B., die Arve *(P. Cembra)* bilden auf ähnliche Art Gestrüppe. — Die Birke (*Betula odorata* Bechst. = *B. pubescens* Ehrh.) wächst auf den Flechtenheiden Lapplands zum Teil in zerstreuten Exemplaren; diese drücken sich verkrüppelt dem Boden an und brauchen bisweilen 50 bis 60 Jahre, um einen 2 m langen und 4 cm dicken Stamm zu bilden, dessen Zweige sich nicht über die Flechtenheide erheben. Aber an günstigeren Stellen wird sie höher und bildet Gestrüppe, die etwa 1—2 m Höhe erreichen und worin großblättrige (mesophile) Stauden auftreten können. Die Birke nähert sich in der Ökologie den xerophil gebauten Arten; sie heftet sich z. B., ebenso wie die Nadelbäume, auf den nackten, von der Sonne erwärmten Sandsteinfelsen der sächsischen Schweiz fest und bildet im nördlichen Europa oberhalb der Zone der Nadelbäume Gebüsche und Wälder. Als Verdunstungsschutz dienen ihr offenbar namentlich die »lackierten« Blätter.

In den Hochgebirgen hört der Wald nicht plötzlich auf; er sinkt zu einem Gestrüppe von niedrigen Bäumen und Sträuchern herab, bevor die offenen Matten und Felsenfluren beginnen, die aus Kräutern, Flechten, Moosen und Zwergsträuchern bestehen. Diese Gestrüppe werden je nach den Gegenden der Erde von verschiedenen Arten gebildet. In den Hochalpen sind die Krummholz- oder

Legföhrengestrüppe die bekanntesten Xerophytengebüsche (vgl. z. B. Kerner, I, II). Sie werden von Varietäten der Krummholzkiefer (*Pinus montana* Mill. f. *Pumilio*, f. *uncinata*, f. *Mughus)* gebildet, die sich in westlicheren Gegenden (Westalpen, Pyrenäen) zu stattlichen Bäumen erheben, und treten zwischen der Waldgrenze und den alpinen Matten auf. Ein aufrechter Stamm wird nicht entwickelt; die Stämme kriechen über den Boden hin, an Abhängen hinab, werden von Moosen und anderen Pflanzen bewachsen, schlagen Wurzeln, senden bogenförmige, kräftige Seitenzweige aufwärts, die mehr als mannshoch werden, und schließen sich oft dicht und fest beinahe zu Polstern zusammen, welche die schwersten Schneelasten tragen können. Ganze Gebirgsabhänge und -kämme können von den dunkelgrünen, verfilzten Massen des Krummholzes so dicht bewachsen sein, dass sie ganz undurchdringlich werden; man kann oft eher auf ihnen, als in ihnen gehen. Der weiche, humusreiche, oft ganz torfartige Boden saugt viel Wasser auf. Durch die Kronen des Krummholzes gegen den Wind geschützt, entwickeln sich hier, je nach den Lichtverhältnissen und der Menge abgefallener Nadeln etc., mehr oder weniger andere Pflanzen, die früher zur Blüte kommen als auf den nahen Felsen oder Matten. In jüngeren Beständen treten besonders Alpenrosen, Wacholder, Rosen, *Daphne*, *Polygala Chamaebuxus*, *Empetrum*, *Vaccinium*-Arten, *Erica carnea*, *Calluna* und andere niedrige xerophile Sträucher auf, aber außer ihnen Arten von *Prunella*, *Digitalis*, *Campanula* etc., ferner viele Gräser und Cyperaceen, überdies Moose und Flechten (Näheres bei Kerner, I). Diese Krummholzgestrüppe sind eine echte xerophile Vegetation, die gut im stande ist, einerseits die starke Verdunstung, das starke Sonnenlicht und die schneidend kalten Winde, anderseits die große Feuchtigkeit des wasserreichen Bodens, die häufigen und dichten Nebel, Regengüsse und Schneefälle auszuhalten. Das Krummholz und das Heidekraut sind zwei parallele, in ihren Forderungen genügsame Arten, die von anderen leicht nach den schlechtesten Lebensbedingungen hin verdrängt werden.

Gestrüppe findet man gewiß auf allen anderen hohen Gebirgen oberhalb der eigentlichen Waldgrenze. Beispielsweise kann angeführt werden, daß es auf den hohen Gebirgen Japans eine solche Region in 2200—2500 m Höhe giebt, die aus *Pinus parviflora* (mit der Arve verwandt) nebst Birke, *Alnus viridis* u. a. besteht.

Auf den hohen Gebirgen Teneriffas treten oberhalb der Kiefernwälder zunächst Gebüsche des weißblütigen *Cytisus proliferus* auf; aber sobald man die obere Grenze der Wolkenzone erreicht, tritt man in eine vollkommen trockne Region ein, die von der wegen der Höhe brennenden Sonne beschienen wird und wo *Spartocytisus supranubius* ungefähr die einzige vorherrscheude Pflanze ist. Der Boden ist mit tausenden und aber tausenden Sträuchern dieser Art übersät, die bis 3 m hoch, dicht, halbkugelförmig, der Erde angedrückt und schwarz sind und sich am Grunde in außerordentlich viele dunkelgrüne Zweige auflösen. Im Monate Mai erscheinen die kleinen Blätter und die weißen oder rötlichen Blüten, aber schon im Juli sind Blätter, Blüten und Früchte verschwunden; den Rest des Jahres scheint diese Pflanze beinahe leblos zu sein. Ein wirkliches Gebüsch bilden diese Sträucher jedoch nicht; sie stehen weit eher in dem scharfkantigen Bimssteingeröll inselartig zerstreut. Wenige andere Xerophyten und einjährige Pflanzen wachsen zwischen ihnen (Christ).

Auf ganz ähnliche Weise kommen Gestrüppe in Amerika und in den antarktischen Gegenden vor; in diesen werden sie von *Nothofagus*-Arten gebildet.

Von den in Tiefländern unter geringer nördlicher Breite auftretenden Xerophytengebüschen müssen zunächst die mediterranen Macchie behandelt werden, die man in Spanien Monte baxo, in Italien Macchie (im Singular Macchia), in Griechenland Xerovuni, in der Litteratur nach dem korsischen Ausdrucke auch Maquis nennt. Sie sind an einen regenlosen, stellenweise 4—6 Monate langen Sommer und einen milden Winter mit etwas Regen gebunden. Die meisten Sträucher sind daher immergrün, aber laubwechselnde kommen auch vor. Bei einigen immergrünen Arten sind die Blätter lederartig und glänzend oder grauhaarig, gewöhnlich elliptisch oder eiförmig, ganzrandig; zu diesem Typus gehören z. B. *Myrtus*, *Buxus*, *Nerium*, *Olea Europaea*, *Laurus*, *Phillyrea*, *Arbutus Unedo*, *Ilex Aquifolium* u. a. Zu dem erikoiden Typus gehören *Erica arborea*, *E. Corsica* u. a. A. Zur Rutensproßform gehören sehr viele Arten, z. B. *Spartium junceum*, dessen große, gelbe Blüten sich gegen Ende des Frühjahres von dem Gebüsche abheben, *Genista*-Arten, auf Corsica z. B. die steifdornige *G. Corsica* etc. Von Formen mit Kladodien kommen *Ruscus* und *Asparagus*, dieser teilweise in Lianenform

wie auch *Smilax aspera* vor. Gemein sind *Cistus*-Arten, die in Spanien stellenweise ganze Quadratmeilen bedecken (*C. ladaniferus*). Sie gehören zu den aromatischen Pflanzen, die in den trocknen Gegenden der westlichen Mittelmeerländer überall eine außerordentliche Rolle spielen und »auf ihren Heiden die Hauptmasse bilden« (Kerner) und von denen noch andere zu nennen sind, namentlich Halbsträucher, z. B. Labiaten (*Thymus vulgaris*, Arten der Gattungen *Lavandula*, *Calamintha*, *Rosmarinus*, *Stachys*, *Teucrium* etc.), ferner *Myrtus communis*, Terebinthinen etc. Behaarte Blätter, eingerollte Blätter, schmale Blätter und andere früher erwähnte Bauverhältnisse zeigen die trockne Natur an. Dornige Pflanzen giebt es nicht wenige, z. B. wilde Olivenbäume, *Ilex Aquifolium*, *Prunus spinosa*. Schließlich sei angeführt, daß hier eine Menge Zwiebelpflanzen vorkommen, die in dem zeitigen Frühjahre blühen: *Crocus*, *Romulea*, *Hyacinthus* etc.

Diese Macchie erreichen 1—2, bisweilen etwa 3 m Höhe und bilden einen »fast undurchdringlichen, durch dornige Schlingpflanzen verfilzten Wirrwarr« (Petit). Es ist in ihnen heiß; sie sind reich an Blüten (jedenfalls im Frühjahre, d. h. im Februar und März) und an Aroma. Was wesentlich dazu beiträgt, sie undurchdringlich zu machen, ist die Menge windende und kletternde Pflanzen, die hier auftreten: teils *Rubus*-Arten, teils Formen wie *Smilax aspera*, *Rosa sempervirens*, *Rubia peregrina*, mehrere *Clematis*-Arten etc.

Die Macchie sind in den Mittelmeerländern von Spanien bis nach Palästina sehr verbreitet, bedecken besonders auf den warmen Kalkfelsen weite Gebiete und stimmen floristisch sehr überein. Sie sind eine öde, unfruchtbare, nicht nutzbare Vegetation, die mit den S. 268 behandelten Garigues ökologisch und floristisch nahe verwandt ist.

Über die Macchie vgl. Petit; Kerner, III.

Die trocknen westindischen Gebüsche sind ökologisch mit den Macchie der Mittelmeerländer nahe verwandt, weichen aber floristisch sehr ab. Die dänischen und viele andere Inseln der regenarmen Antillen sind großenteils von einem grauen, trostlosen, nicht nutzbaren, brennend heißen Gebüsche bedeckt, zwischen dessen dornigen, verfilzten Sträuchern und niedrigen Bäumen man ohne Axt nicht vordringen kann. Viele Arten sind graufilzig, z. B. die *Croton*-Arten, die stellenweise in dem Grade vorherrschen,

daß sie ausgedehnte, fast reine Gebüsche bilden (z. B. in dem östlichen Teile von St. Croix; Eggers), ferner aromatische Verbenaceen (*Lantana*), *Cordia*-Arten, *Melochia tomentosa* etc. Andere hingegen stehen in frisch grünem, glänzendem Laube da, und gewöhnlich sieht man solche Arten als dunkelgrüne Flecken in das graue Buschwerk mit einem seltsamen Kontraste eingestreut, der besonders hervortritt, wenn man in einiger Entfernung größere Gebiete überschauen kann. Hier giebt es viele dornige Sträucher, besonders *Acacia Farnesiana* und *tortuosa*, *Parkinsonia aculeata*, *Randia aculeata* etc., außerdem Kakteen (*Cereus*, *Opuntia*, *Melocactus*) und *Agave*-Arten. Hier sind nicht wenige Pflanzen mit Milchsaft entwickelt, z. B. *Plumeria*, *Rauwolfia*, *Calotropis*, ferner viele Sträucher mit aufwärts gerichteten oder sich nach der Lichtstärke bewegenden Blättern (besonders Akazien) oder mit anderem Verdunstungsschutz. In diesen tropischen Gebüschen giebt es auch einige Lianen und Epiphyten (Bromeliaceen, Orchidaceen), obgleich die große Lufttrockenheit deren kräftige und reichliche Entwicklung behindert.

Ähnliche Gebüsche findet man z. B. in Venezuela, und ihnen nahe stehen vermutlich die in dem nördlichen Mexiko, in Texas und Arizona vorkommenden Chaparals, die großenteils aus Mimosaceen und vielen anderen Dornsträuchern bestehen, in Texas besonders aus *Prosopis juliflora* und *pubescens*, *Cercis* u. a. Leguminosen, *Prunus*, *Juglans nana*, Urticifloren (*Acanthoceltis* und *Morus*), Rutaceen (*Xanthoxylum*), Simarubaceen (*Castela*), der Zygophyllacee *Larrea Mexicana* etc.

Reich an trocknen, meist dornigen Gebüschen oder an Buschwäldern ist ferner Argentinien. Hierher muß die Vegetation gerechnet werden, welche Grisebach die Chanar-Steppe, Hieronymus »Espinarwaldungen« nennt, deren Blätter so klein sind, daß die langen, braunen, langdornigen Zweige mehr in die Augen fallen als das Laub selbst. Der Name bezieht sich auf den dornigen Chanar-Strauch, *Gourliea decorticans* (Leguminose), der zusammen mit Akazien, immergrünen Compositen (*Baccharis*, *Tessaria* u. a.) vorherrscht. Auch die Monte-»Formation« (Lorentz), worin periodisch blattlose Sträucher wie Arten von *Prosopis*, *Lippia*, *Acacia*, *Cassia* u. a. mit Kakteen und *Atriplex*-Sträuchern zusammen

auftreten, gehört hierher. (Monte bedeutet Gebüsch, Buschwald). Auf den Inlandsdünen Argentiniens kommen nach Otto Kuntze andere Gebüsche vor, mit *Baccharis*-Arten, *Atriplex pamporum* (1/2 m hoch), dem blattlosen Rutensproßstrauche *Heterothalamus spartioides* (Composite) und anderen Compositen. Noch armseliger und offener sind die auf Grusboden wachsenden dornigen Gebüsche Patagoniens, meist von Leguminosen, Compositen, Solanaceen u. a. gebildet. Chile hat Espinales oder »Espinarwaldungen«, wo *Colletia* (Rhamnacee) mit immergrünen, gegenständigen Dornzweigen eine wichtige Rolle spielt und auch Kakteen und Bromeliaceen nicht fehlen. Meigen schildert die trockuen Gebüsche um Santiago, wo *Cereus Quisco* und die Bromeliacee *Puya Chilensis* besonders hervortreten.

Die Palmengebüsche sind eine andere Art Gebüsche, deren Physiognomie wegen der Gestalten der Individuen von der der behandelten Gebüsche stark abweicht. In den Mittelmeerländern können sich die Zwergpalmen (*Chamaerops humilis*) über weite Strecken gesellig ausbreiten, indem sie fast jede andere Vegetation verdrängen; die einige Fuß hohen Rosetten fächerförmiger Blätter scheinen aus dem Boden selbst emporzuwachsen. Palmengebüsche findet man auch z. B. in Brasilien und in dem südöstlichen Nordamerika. Mayr schildert die Gebüsche von *Serenaea serrulata*; diese Palme streckt sich über die Erde hin und bedeckt den mageren Sandboden, wo früher Wälder von *Pinus australis* und *Cubensis* standen, nachdem diese Wälder niedergebrannt oder gefällt worden waren. Die Palme hat schon viele Quadratmeilen mit Beschlag belegt. Fährt das Feuer über sie hin, so verbrennen oder verwelken zwar die fächerförmigen Blätter, aber aus den im Boden verborgenen Stämmen sprießen neue Blätter hervor.

Die Farnheiden sind ebenfalls eine Art Gebüsche und werden von dem weit verbreiteten Adlerfarn (*Pteridium aquilinum*) gebildet. In den Mittelmeerländern wie auch in Brasilien gehört er zu den Pflanzen, die sich des Bodens bemächtigen, nachdem die Wälder zerstört worden waren; seine Gebüsche können so dicht werden, daß man in sie ohne Axt nicht eindringen kann und daß fast alle anderen Pflanzen ausgeschlossen werden. Auch in Afrika, z. B. in

Usambara, scheinen die Farnheiden ähnlich auf waldlosen Gebieten aufzutreten.

Das Bambusgebüsch ist eine andere Form der Vegetation, die man z. B. in hoch liegenden, trocknen Gegenden Ostindiens findet. Niedrige, dornige Bambusgräser wachsen gesellig zusammen, sind miteinander verflochten, bedecken den Boden mit ihren Blattresten und schließen bisweilen alle anderen Pflanzen aus; hier und da sind sie in Gesellschaft von *Feronia* und *Aegle* (zwei Aurantieen), Mimosaceen, Rhamnaceen-Sträuchern, kaktusähnlicher *Euphorbia*-Arten, des Oschur (Asclepiadacee) etc. Auch auf den Anden und anderen Gebirgen Südamerikas kommen Bambusgebüsche vor, z. B. aus *Chusquea aristata* bestehende, die fast den ewigen Schnee erreichen kann.

Der erwähnte Oschur, *Calotropis procera*, ist ein Strauch mit großen, steifen, rundlichen, blau bereiften Blättern und reich an Milchsaft. Er bildet in Asien, auch z. B. auf weiten Gebieten um den Tsad-See, die sogenannte Oschur-Vegetation und wurde in Amerika eingeführt, wo er an vielen Stellen Westindiens und Venezuelas in Menge vorkommt und mitten in der glühendsten Sonnenhitze auf dem trockensten Boden vortrefflich wächst.

Große Gebiete Südafrikas sind von immergrünen oder sommergrünen Gebüschen bedeckt, den Bosjes (dem Buschlande) der holländischen Kolonisten. Selten herrschen einzelne Arten vor; doch ist dieses mit dem Rhinoceros-Strauch (*Elytropappus rhinocerotis*) der Fall, einer erikoiden Composite, die nur etwa 0,7 m hoch wird und weite Strecken gesellig bedeckt, indem sie spärlich von *Mesembrianthemum*-Arten, Zygophyllaceen, Zwiebelpflanzen u. a. begleitet wird. Dieses Gebüsch schließt sich den Heiden nahe an. An anderen Stellen herrschen Akazien uneingeschränkt, z. B. in der südöstlichen Kalahari, besonders *Acacia horrida*, *detinens* und *heteracantha*, deren Namen ihre Dornen andeuten, und andere Arten, die alle dornig sind. Gewöhnlich ist es eine bunte Gesellschaft, wo besonders trockne Xerophyten aus den Familien der Ericaceen, Proteaceen, Compositen u. a., mit Succulenten wie säulenförmigen *Euphorbia*-Arten u. a. gemischt hervortreten. Zwischen ihnen kommen viele Zwiebel- und Knollenpflanzen vor. In Usambara findet man trockne »Creek«-Gebüsche, die durchschnittlich 7—8 m hoch werden, sehr

licht sind und zahlreiche schmarotzende Loranthaceen aufweisen; sie bestehen namentlich aus *Acacia spirocarpa*. Der Boden ist mit Stauden und Saftpflanzen bewachsen (Engler).

Schließlich müssen wir noch den bekannten Scrub Australiens nennen, der namentlich im Inneren und in den westlichen und südwestlichen Gegenden vorkommt, welche trocken sind, weil der über sie hinwehende Passat seine Feuchtigkeit längst auf den östlichen Bergen abgegeben hat. Diese Gebüsche werden etwa 3—4 m hoch und bestehen aus verfilzten, sehr oft undurchdringlichen Sträuchern, die immergrün sind, aber schmutzig grüne und braungrüne Töne haben. Eigentliche Dornsträucher sind hier seltener, aber die Blätter oft sehr schmal oder in viele linealische und steife Abschnitte geteilt, die in stechende Spitzen auslaufen. Pflanzen der erikoiden und der pinoiden Form sind allgemein, besonders Proteaceen; andere haben Phyllodien oder kantenständige Blätter (Akazien, Eukalypten); aber auch breite, steife, rasselnde Blätter kommen vor. Der Boden zwischen den Sträuchern ist oft nackt, indem es äußerst wenig Gras und Kräuter giebt, in anderen Fällen von einem dichten Untergebüsche bedeckt. Viele Arten, die je nach den Teilen des Landes verschieden sind, setzen diese trostlose und nicht nutzbare Vegetation zusammen. Die bemerkenswertesten hier vertretenen Familien sind Proteaceae, Myrtaceae (Gattungen *Eucalyptus*, *Melaleuca*, *Leptospermum* u. a.), Epacridaceae, Mimosaceae (*Acacia*), Myoporaceae etc. Es werden auch besondere australische Scrub-Formen (Bestände?) genannt, z. B. der Mallee-Scrub, von strauchartigen Myrtaceen, besonders *Eucalyptus*-Arten, gebildet, der Mulga-Scrub, aus *Acacia aneura* und anderen *A.*-Arten zusammengesetzt, und der vorzugsweise aus *A. harpophylla* bestehende Brigalow-Scrub.

Das Angeführte wird zeigen, daß rings um die ganze Erde teils in der subglacialen Natur, teils in der regenarmen Tropennatur, teils auch in gemäßigten Gegenden, wo der Boden trocken und warm ist, Gebüsche vorkommen, die fast allein aus xerophilen Sträuchern und kleinen Bäumen mit eingemischten Kräutern und Succulenten, Zwiebel- und Knollenpflanzen bestehen: eine Vegetation, deren Bestandteile zu den physiognomisch verschiedensten Lebensformen gehören und deren Ökologie erst sehr wenig untersucht ist.

Die Gebüsche bezeichnen ein Stadium in dem Kampfe zwischen

dem Walde und dem Klima oder dem Boden; sie sind die missglückten Versuche der Natur, Wälder zu bilden. Selbstverständlich werden die Gebüsche stellenweise niedriger und gehen in eine der Zwergstrauchheide ähnliche Vegetation über, während sie sich auf günstigeren Stellen zu Wäldern erheben. So verhalten sich die mediterranen Gebüsche, wo z. B. *Erica arborea* eine Rolle spielt; sie werden höher als die Macchie und gehen stellenweise in Wälder über. Auf den kanarischen Inseln kommen in einer gewissen Höhe über dem Meere Gebüsche vor, die besonders aus 3 Arten, nämlich aus *Erica arborea*, *Myrica Faya* und *Pteridium aquilinum* bestehen; die beiden ersten Arten erheben sich bisweilen zu der Gestalt und der Höhe von Bäumen und bilden wirkliche Wälder (Christ).

Die Grenze zwischen Gebüsch und Wald ist natürlicherweise nicht scharf. Das sieht man z. B. auf den Zwergstrauchheiden Jütlands, deren Eichengestrüpp gegen Osten oft unmittelbar in Wald übergeht. Desgleichen wird man vielleicht bei allen diesen Gebüschen Gelegenheit haben, zu sehen, wie sie sich auf der Seite, wo sie von den schädlichen Faktoren besonders angegriffen werden, allmählich in einsam stehende, haufenförmige Individuen auflösen. Die Eichengebüsche Jütlands sinken gegen Westen oft zu solchen vereinzelt stehenden, immer niedrigeren, flachen und breiten Haufen hinab; dasselbe beobachtet man in den Hochalpen auf der Grenze der Krummholzgestrüppe und der Alpenmatten; das Krummholz sieht man zuletzt wie riesige Heidekrautsträucher in die Alpenmatte eingestreut.

Eine Einteilung der Xerophytengebüsche in Vereinsklassen kann man noch nicht vornehmen. Wahrscheinlich verdienen die arktischen und alpinen laubwechselnden Gebüsche von den immergrünen geschieden zu werden, und unter den tropischen und subtropischen Gebüschen müssen jedenfalls die Palmen-, die Bambus- und die Farngebüsche als selbständige Typen ausgeschieden werden (vgl. S. 213).

19. Kap. Die xerophilen Wälder.

Die xerophilen Wälder sind hauptsächlich von zweierlei Art: Nadelwälder und Laubwälder. Die ersten findet man besonders unter höheren Breiten, wo die Veränderungen des Klimas im Laufe des Jahres groß sind, und in Hochgebirgen, die anderen besonders auf den inneren, tropischen, kontinentalen Hochebenen. Die Nadelwälder sind

immergrün (die Lärchenwälder ausgenommen), die Laubwälder teilweise laubwechselnd.

Vereinsklasse. Immergrüne Nadelwälder.

Kennzeichnend ist das nadelförmige Blatt, dessen geringe Oberfläche zusammen mit der starken Kutinisierung der Epidermis, der häufigen Einsenkung der Spaltöffnungen und anderem die Transpiration herabsetzt. Die immergrünen Nadelbäume verdunsten nach Versuchen viel weniger Wasser als die Laubbäume; im übrigen ist die Verdunstungsfähigkeit je nach den Arten verschieden. Die Lärche verdunstet aus den weichen und einjährigen Nadeln natürlicherweise stark. Die Nadelbäume haben im Einklange mit der xerophilen Natur nur wenige oder unbedeutende Wurzelhaare.

In solchen Nadelwäldern, die aus Schattenbäumen bestehen, ist die Bodendecke oft sehr dürftig, weil die Wälder dunkel sind, infolge davon, daß es viele blatttragende Sprosse giebt, daß kein Licht durch die Blätter geht und daß die Blätter das ganze Jahr sitzen bleiben.

Die Waldbodenpflanzen unserer nordischen Nadelwälder sind alle mehrjährig, aber in Sproßbau und anderen Lebensverhältnissen verschieden. Zwergsträucher und Halbsträucher sind zahlreich, namentlich *Vaccinium*-Arten, *Ledum*, *Calluna*, *Empetrum*, *Juniperus*; und hierher können auch die meisten *Pirola*-Arten gerechnet werden. Die meisten dieser Sträucher sind wie viele Kräuter immergrün. Die Gräser sind in gewissen Wäldern sehr spärlich. Kryptogamen kommen häufig vor.

Kriechende Rhizome oder Knospen bildende Wurzeln haben nicht wenige Arten (Arten von *Pirola*, *Monotropa*, *Vaccinium*, *Maianthemum*, *Goodyera repens*, *Oxalis Acetosella*, *Trientalis Europaea*, *Pteridium aquilinum*, *Polypodium Dryopteris* u. a.), was vermutlich mit der losen Beschaffenheit des Bodens zusammenhängt (mit der dicken Decke der abgefallenen Nadeln und des Mooses). Oberirdisch wandern *Linnaea*, *Lycopodium clavatum* und *annotinum*, *Veronica officinalis* u. a.; aber die meisten sind doch an den Standort gebunden und besitzen eine vielköpfige primäre Wurzel oder ein senkrechtes, vielstengeliges Rhizom.

Die Kräuter haben keinen xerophilen Bau; sie sind Mesophyten, die zu dem Schatten und der feuchten Luft des Waldes passen;

aber unter den Zwergsträuchern sind die immergünen deutlich xerophil angepasst.

Eine Eigentümlichkeit, welche die nordischen Nadelwälder zu den Laubwäldern in Gegensatz stellt, ist die Menge von Zwergsträuchern mit fleischigen Früchten (*Vaccinium*-Arten, *Arctostaphylos Uva ursi*, *Empetrum*; auch auf *Juniperus communis* sei hier hingewiesen). Dieses muß wahrscheinlich mit dem Aufenthalte der Vögel in den Nadelwäldern, besonders zur Winterszeit, in Verbindung gesetzt werden. Wahrscheinlich bringen Vögel einige Begleitpflanzen der Nadelwälder, die ihrem Körper, z. B. den Federn anhängen oder ankleben, von Ort zu Ort und haben z. B. in Dänemark *Linnaea*, *Pirola*-Arten und *Goodyera* in die nur etwa hundert Jahre alten Nadelholzpflanzungen eingeführt (Warming, X).

Von den vielen Nadelwaldarten sind die europäischen Nadelwälder am besten untersucht worden. Folgende verdienen behandelt zu werden.

Kiefernwälder. Die Kiefer (*Pinus silvestris*) kann auf sehr verschiedenem Boden wachsen, von trocknem und warmem Sandboden oder Felsenboden mit einer dünnen Schicht losen Bodens bis zu feuchtem und weichem Moorboden. Sie ist ein außerordentlich genügsamer Baum und darin dem Heidekraute ähnlich; sie ist ein Lichtbaum, dessen innere Zweige daher bald absterben, so daß der Stamm nackt wird; die Nadeln sitzen nur 3—4 Jahre und zwar allein an den Zweigenden und auf dem Wipfel. Der Waldboden ist im Einklange hiermit oft recht dicht bewachsen, bald mit einer, bald mit einer anderen Art Vegetation, aber immer mit einer im ganzen xerophilen Vegetation, die mit der Flechten- und der Zwergstrauchheide ökologisch sehr nahe verwandt ist. Bisweilen sind es Renntierflechten und andere Strauchflechten (*Cetraria Islandica*, *Cladonia*-Arten), die hier besser gedeihen, als auf den windigen Höhen, und ihren weißgrauen Teppich, in den niedriges, verkrüppeltes Heidekraut und andere Pflanzen (*Linnaea*, *Arctostaphylos Uva ursi*, *Pirola*-Arten, *Lycopodium annotinum* und *clavatum*, *Potentilla silvestris*, *Viola canina*, *Maianthemum bifolium* etc.) eingesprengt sind, über den Boden ausbreiten. In anderen Fällen sind Wacholdersträucher, *Vaccinium Myrtillus*, *V. uliginosum*, *V. Vitis idaea*, *Calluna*, *Populus tremula* und *Empetrum* häufiger und höher; auch die Rottanne

(*Picea excelsa*) kann als Unterholzstrauch auftreten. Eine Liste der Kiefernwaldpflanzen in Norddeutschland hat Höck (III) aufgestellt. Es giebt nordische Kiefernwälder, deren Boden eine außerordentlich trockne Decke ist, die aus *Arctostaphylos Uva ursi*, *Juniperus*, *Calluna*, *Betula nana*, *Antennaria dioica* u. a., ferner aus Massen von Flechten (*Cladonia*) und Moosen (*Grimmia* etc.) besteht. An anderen Orten bilden andere Moose (*Hylocomium*, *Dicranum*), ferner *Luzula pilosa* und Gräser, besonders *Deschampsia flexuosa* und *Festuca ovina* (zwei schmalblättrige, xerophile Arten), und andere der genannten Pflanzen eine viel dichtere und weichere Decke.

Die Bodenvegetation des Kiefernwaldes besteht also namentlich aus Xerophyten; denn der Boden ist mager und trocken, Licht und Wind können gewöhnlich leicht herabdringen und auf die Vegetation austrocknend wirken. Einer und der andere Mesophyt kann jedoch auch hier Fuß fassen; die südrussischen Kiefernwälder z. B. sind von den skandinavischen offenbar nicht wenig verschieden, weil auf ihrem Waldboden viele stattliche Stauden wachsen (Tanfiljew).

Birken sind bisweilen in den Kiefernwald eingemischt; Birken und Kiefer sind ja Lichtbäume ungefähr mit demselben Lichtbedürfnis.

Rottannenwälder. Die Rottanne (*Picea excelsa*) gedeiht wie die Kiefer auf Boden von verschiedener Beschaffenheit, ist aber doch anspruchsvoller. Sie ist ein Schattenbaum, dessen Zweige und Nadeln im Einklange hiermit viel länger sitzen bleiben als bei der Kiefer (die Nadeln 8—13 Jahre) und dessen Krone die bekannte, dicht geschlossene Kegelform erhält. Die Vegetation des Waldbodens stimmt hiermit überein: Unterholz fehlt, der Boden ist in den dunkelsten Rottannenwäldern oft ganz nackt, indem nur einige spärlich entwickelte Moose auf der dichten, oft mehrere cm dicken Nadeldecke gedeihen, aus der sich jedoch im Herbste Scharen von Hutpilzen entwickeln. Wo das Licht reichlicher ist, werden die Moose üppiger; die Bodenvegetation kann in guten Wäldern eine zusammenhängende, dichte, gleichförmige, grüne, w e i c h e M o o s m a t t e werden (meistens *Hylocomium*-Arten, deren Polster lose oben auf dem Boden liegen und einen von Regenwürmern bewohnten Humus verhüllen, ferner *Polytrichum, Dicranum* etc.; diese beiden Gattungen können jedoch auch Moosrohhumus bilden). In die Moosdecke und

den losen Boden sind oft viele Blütenpflanzen eingestreut, viele mit kriechenden Rhizomen (*Oxalis Acetosella*, *Trientalis Europaea*, *Circaea*, *Vaccinium Myrtillus*, *V. Vitis idaea*, *Anemone*-Arten, *Viola silvatica*, *Linnaea*, *Pirola*-Arten, Farne, Bärlappe etc.). Diese Pflanzen sind teilweise ausgeprägte Schattenpflanzen, einige zugleich Saprophyten (*Monotropa*, *Goodyera* u. a.). Für die Flechten ist der Rottannenwald meist zu dunkel, weder Boden noch Stämme sind mit ihnen bekleidet; eine Ausnahme bilden jedoch Wälder mit magerem Boden und höhere Gebirgswälder, wo besonders *Usnea* in langen Bärten von den Zweigen herabhängt und dem Walde ein eigentümliches Gepräge verleiht (Blytt).

In dem nördlichsten Europa sind die Verhältnisse indessen oft anders: der Boden wird mehr von den xerophilen Zwergsträuchern des Kiefernwaldes bedeckt, es kann sich ein Unterholz von *Salix*, *Betula*, *Alnus*, *Sambucus nigra* etc. entwickeln, und Flechten sind vorhanden, obgleich spärlich.

Die Rottannenwälder halten natürlicherweise die Feuchtigkeit weit besser fest als die Kiefernwälder, und sind von den Niederschlägen weniger abhängig als diese. Rohhumus kommt auch in Rottannenwäldern vor; die Bodendecke der Tannennadeln kann von den feinen Tannenwurzeln durchwebt sein und einen Torf bilden, unter welchem Bleisand und Ortstein auftreten, ganz wie in der *Calluna*-Heide oder im Buchenwalde. Der Rottannenrohhumus ist heller und weniger fest als der *Calluna*- oder der Buchenrohhumus (P. E. Müller).

Die Rottanne bildet aus den niederliegenden Zweigen, die oft weit umher liegen, leicht Beiwurzeln und neue Gipfelsprosse. Daher kann sie vielstämmig werden und Gestrüppe bilden (J. M. Norman). Sie hat hierin vor der Kiefer etwas voraus; während diese die Baumform behält, bis die Verhältnisse ihrem Wachstum eine Grenze stecken, geht die Rottanne in Lappland in der Gestalt von verkrüppelten und niederliegenden Formen (s. S. 272) über die Waldgrenze hinaus (Kihlman); sie tritt in diesen Formen auch an dem norwegischen Meeresufer auf (Blytt).

Die **Krummholzkiefer** (*Pinus montana* Mill.; vgl. P. E. Müller, II) bildet in den Pyrenäen und den französischen Alpen stattliche Wälder, sinkt aber weiter östlich zu Gestrüpp (Krumm-

holz, Legföhren-Gebüsch) herab und muß sich hier, von anderen Arten von den besseren Standorten verdrängt, mit den dürftigsten Standorten begnügen. Sie ist ein Schattenbaum, obgleich nicht in so hohem Grade wie die Rottanne (vgl. S. 15), und der Boden ihrer Wälder bleibt daher pflanzenarm.

Merkwürdig ist, daß sie sowohl auf den trockensten und unfruchtbarsten Gebirgsabhängen als auch auf nassem Moorboden vorkommt, indem sie an beiden Stellen Gestrüppe oder Buschwälder bildet. Unter ihr wachsen auf den Mooren teils Sträucher wie *Ledum palustre*, *Andromeda Polifolia*, *Calluna*, *Vaccinium uliginosum*, *V. Myrtillus*, *V. Vitis idaea*, *Oxycoccus*, teils niedrige Kräuter wie *Eriophorum* und *Carex*, Moose wie *Hylocomium*, *Dicranum* und *Sphagnum*, ferner Flechten. Es ist dieses ein Calluna-Moor (S. 169) mit Baumwuchs. Viele dieser Pflanzen sind xerophil gebaut (vgl. S. 174, 238). Auch die Kiefer *(Pinus silvestris)* geht übrigens in ähnlicher Weise auf die Moore hinaus. Es sind die genügsamsten, am meisten abgehärteten Pflanzen, sowohl baum- als auch strauchartige, die auf so extremen Boden wachsen können (vgl. S. 175).

Gemischte Wälder. In vielen Nadelwäldern sind mehrere Arten miteinander gemischt, besonders, wie es scheint, je weiter man in Europa nach Osten geht (vielleicht weil das Land hier länger, als in den nordwestlichen Gegenden, bewachsen gewesen und weil die Artenwanderung großenteils von Osten nach Westen vor sich gegangen ist). In dem russischen Gouvernement Perm z. B. sind unter anderem *Larix Sibirica*, *Pinus Cembra*, *Abies Sibirica* nebst Laubbäumen den von der Rottanne (*Picea excelsa* und *obovata*) gebildeten Wäldern beigemischt. Das Gepräge der Bodenvegetation hängt wie sonst von den Lichtverhältnissen ab; man findet dieselben Moosteppiche mit eingestreuten Blütenpflanzen, sogar dieselben Arten, wie bei uns.

Von den verschiedenen anderen immergrünen Nadelwäldern können hier noch einige, z. B. folgende genannt werden: die großen Wälder der *Pinus Halepensis* in Südeuropa (Flahault, III), welche die Hülseneiche *(Quercus Ilex)* auf Stellen, wo der Felsen ziemlich verwittert ist, verdrängen; die Cedernwälder des Libanons;

die vielen erhabenen *Abies*- und *Pinus*wälder Nordamerikas, wovon die nördlichsten auf Eisboden wachsen und deren Physiognomie teilweise von der der europäischen Nadelwälder abweicht (vgl. Mayr); schließlich die Pinares der kanarischen Inseln (Christ). Diese Wälder bestehen aus *Pinus Canariensis* und kommen etwa von 1600 bis zu 2000 m Höhe besonders auf den trockneren, windigen und sonnigen Abhängen vor (der Lorbeerwald wählt den feuchteren Boden). *P. Canariensis* (der Pinar) hat einen kegelförmigen, bis zur Erde Zweige tragenden Stamm, dünne, 15 cm lange Nadeln, die in eleganten Bogen herabhängen. Man hört keinen Vogelgesang in diesen Pinares, nur das Sausen des Windes. Die Bodenvegetation weicht wie der Hochwald selbst von unserer nordischen Natur stark ab; sie besteht besonders aus *Cistus*- und *Genista*-Arten, denselben xerophilen Gattungen, die in den mediterranen Macchie eine hervorragende Rolle spielen, und ist ein Abglanz dieser Macchie und der Garigues, gleichwie sie in den nordischen Wäldern wesentlich mit der Flechten- und der Zwergstrauchheide oder der Felsenflur übereinstimmt. Außer den genannten Sträuchern sind *Daphne Gnidium*, *Asphodelus ramosus,* der Farn *Notochlaena Marantae*, zwei *Adenocarpus*-Arten (Leguminosen) u. v. a. häufig.

In Brasilien kommen ungefähr vom Wendekreise ab und weiter südlich große, fast reine Pinheiros, Wälder der *Araucaria Brasiliensis,* vor. Dieser breitnadelige Baum hat eine dunkelgrüne, pinienförmige Krone (vgl. Martius). Daß sich die tropische Natur hier geltend macht, z. B. durch das Auftreten epiphytischer Blütenpflanzen, ist natürlich.

Vereinsklasse. **Laubwechselnde Nadelwälder.**

Lärchenwälder. Die Lärchen (*Larix*-Arten) sind die frosthärtesten aller Nadelbäume, indem sie die Nadelform ihrer Blätter mit dem Laubfalle vereinigen. Sie bilden noch rings um den Kältepol Sibiriens Wälder *(L. Sibirica)*, ertragen eine größere Trockenheit als die Rottanne und können eine sehr kurze Vegetationszeit benutzen, vielleicht weil ihre stark verdunstenden Nadeln weit rascher assimilieren können, als die der immergrünen Arten. Die Lärchen sind daher von der Winterkälte weniger abhängig als von der Wärme des Sommers; sie sind kontinentale Bäume. Ferner sind sie aus-

geprägte Lichtbäume; daher ist es in ihren Wäldern hell, und der Boden mit zahlreichen krautartigen Blütenpflanzen nebst Farnen und Moosen bedeckt; in den Lärchenwäldern der Alpen *(L. decidua = L. Europaea)* z. B. findet man *Arnica montana*, *Solidago alpestris*, *Campanula barbata*, viele Orchidaceen etc. Im Altai scheinen die Lärchenwälder sogar durch diese mesophile Kraut- und Grasvegetation verdrängt zu werden. Nach Krassnoff stehen hier hundertjährige riesige Lärchen, einzeln und gruppenweise, weit voneinander in den Wäldern, und auf dem von den feinen Nadeln gebildeten alten Humusboden ist eine so hohe und üppige Krautvegetation aufgewachsen, daß man sich leicht darin verbergen kann. Diese besteht aus Arten von *Aconitum*, *Delphinium*, *Paeonia*, *Clematis* (*Atragene*) u. a. Jedes Jahr fallen Millionen von Lärchensamen in dieses Krautmeer hinab; aber nur wenige finden Platz, um zu keimen: der Wald muß hier anscheinend verschwinden.

Die laubwechselnden Nadelhölzer, die Lärchenwälder, erscheinen in den Lebensverhältnissen von den anderen Nadelwäldern so verschieden, daß sie als eine eigene Vereinsklasse aufgestellt werden müssen.

Vereinsklasse. **Xerophile Laubwälder.**

Unsere nordischen, von Eiche, Rotbuche und anderen Bäumen gebildeten Wälder haben in ihrem Laubfalle sicherlich einen Schutz gegen Austrocknung, können aber sonst keineswegs xerophil genannt werden; sie müssen zu den Mesophyten gerechnet werden. Auch für die Birke ist dieses vielleicht das Richtigste, obgleich sie in vielem mit den Xerophyten ökologisch verwandt ist (S. 272); sie kann auf sehr trocknem, wie auf sehr nassem Boden vorkommen und tritt wie die Rottanne unter der Form des Gestrüppes auf den Flechtenheiden Lapplands auf. Die auf trocknem Boden gewachsenen Birkenwälder haben ungefähr dieselbe Bodenvegetation wie die Kiefernwälder; aber die auf feuchteren Stellen wachsenden erhalten eine Bodenvegetation von hohen, breitblättrigen Waldpflanzen (auf Kola z. B. eine solche von *Veratrum*, *Archangelica*, *Aconitum*, *Ligularia* u. a.). Die Birke ist wie die Kiefer ein äußerst genügsamer Lichtbaum und außerordentlich abgehärtet. — Wir müssen zu tropischen und subtropischen Gegenden gehen, um echte xerophile Laubwälder anzutreffen; aber schon die Mittelmeerländer zeigen uns Bei-

spiele. Die Blätter der immergrünen Arten sind oft ungefähr lanzettlich oder elliptisch und ungeteilt, ferner ganzrandig, steif und lederartig (Grisebachs Oleander-, Lorbeer-, Oliven-, Eucylaptus-Form u. a.), oder sie sind zusammengesetzt (meist einfach oder doppelt gefiedert).

Die mediterranen Eichenwälder. In den Mittelmeerländern, wo der Regen im Winter fällt und wo der Sommer trocken und heiß ist, kommen niedrige Wälder immergrüner Arten vor, z. B. aus Eichen, namentlich aus *Quercus Ilex* bestehende. Diese Art hat lanzettliche, dornige, wollhaarige Blätter und ist ein echter Xerophyt, der auf trocknem und steinigem Boden, teilweise sogar auf Felsenboden wächst. Ihr schließen sich eine Menge andere baum- oder strauchartige Pflanzen, auch Halbsträucher und Stauden an, welche alle xerophil gebaut sind und welche man teilweise draußen in den sonnigen Garigues oder in den Macchie wiederfinden kann. »Die Garigue ist eine Waldboden-Vegetation, aber ohne Bäume« (Flahault). Von diesen Pflanzen kann *Quercus coccifera* genannt werden, die niedrige und strauchförmige Eiche, welche durch ihre Wurzelsprosse von ganzen Strecken der Garigues Besitz ergreift und niedrige, nicht nutzbare Gebüsche bildet, ferner *Juniperus Oxycedrus*, *Cistus*-Arten, *Arbutus Unedo*, *Viburnum Tinus*, *Paliurus australis*, *Ilex Aquifolium* etc. Kleine Lianen findet man auch: *Lonicera implexa*, *Smilax aspera*, *Rosa sempervirens* u. a.

In größeren Höhen, auf nassem, kaltem, thonigem Boden tritt die laubwechselnde *Quercus sessiliflora* var. *pubescens* an die Stelle der immergrünen Arten, ebenfalls eine wegen ihrer steifen, behaarten Blätter deutlich xerophile Form (Flahault, III).

In den Mittelmeerländern findet man ferner Olivenwälder oder vielmehr Olivenpflanzungen, die von der ausgeprägt xerophil gebauten *Olea Europaea* (S. 208) gebildet werden.

Andere, ausgeprägt xerophile Wälder weisen die Tropen auf. Schon die brasilianischen Campos cerrados (S. 265) nähern sich solchen Wäldern. In mehr centralen und nördlichen Gegenden Brasiliens, besonders auf Kalkboden, findet man die von Martius' Reisen her bekannten Catinga-Wälder; die meisten Bäume schützen sich gegen die lange dauernde Trockenheit und Hitze durch Laub-

fall, weshalb ihre Wälder in der trocknen Zeit außerordentlich heiß sind. Merkwürdige Baumformen treten hier auf; am bekanntesten ist *Chorisia crispiflora*, eine Bombacee mit einem tonnenförmig angeschwollenen Stamme, dessen lockeres und weiches Holz als ein riesiger Wasserbehälter aufzufassen ist (vgl. Martius, t. 30); *Spondias tuberosa* hat in ihren Wurzelwülsten vermutlich unterirdische Wasserbehälter. Kleinere Bäume und Gebüsche sind immergrün, haben dann aber in den lederartigen, dicken und steifen oder weißbehaarten Blättern einen Verdunstungsschutz. Die Catinga-Wälder sind reich an dornigen und brennenden Pflanzen (*Jatropha* u. a.), an säulenförmigen Kakteen und anderen Succulenten. Sie sind »regengrüne« Wälder. Kaum wird die trockne Zeit von dem ersten Frühjahrsregen abgelöst, so tritt die Belaubung eilig ein; in ein bis zwei Tagen kann alles grün sein. Ganz ebenso verhalten sich die verwandten westindischen trocknen Gebüsche oder Buschwälder. Die große pflanzengeographische Rolle des Wassers zeigt sich hier auf vielerlei Art; ist in der Nähe der Oberfläche Grundwasser, das die Wurzeln erreichen können, so sollen die Catinga-Wälder auch in der trocknen Zeit grün bleiben können.

Die S. 276 unter den Gebüschen aufgeführte argentinische Chanar-Steppe und die Monte-Vegetation werden von Brackebusch u. a. zu den Wäldern gerechnet. Der Boden wird von einem geringen, oft verschwindenden Humus bedeckt, weil die Vegetation einen geringen Schatten giebt, die Niederschläge unbedeutend sind und das Wasser schnell in den Boden sickert. Nach den vorherrschenden Bäumen können mehrere Bestände unterschieden werden. Eine Menge Lianen und auch einige epiphytische Blütenpflanzen treten hier auf: ein Zeichen für die Nähe der Tropen.

Ähnliche Wälder kommen in Afrika vor. Die Laubwälder des Sudan stehen jedoch fast 6 Monate blattlos; selbst das Bambusrohr verliert die Blätter; der Baobabbaum hat vom December bis zum Juli kein Laub.

Die *Eucalyptus*-Wälder Australiens, die immergrün sind, müssen auch zu den xerophilen Wäldern gerechnet werden. Sie sind hell, nicht schattig, weil die glanzlosen, schmutzig grünen Blätter schmal

oder stielrund oder kantenständig sind; steif und lederartig sind sie alle (über die Anatomie vgl. Tschirch, I). Da die Bäume wenig Schatten geben, bedeckt sich der Boden mit Gras und blütenreichen Kräutern; »das bewaldete Grasland ist eine Eigentümlichkeit des australischen Bodens«. »In rascher Folge wechseln die Blumen: zuerst blühen die monokotyledonischen Knollengewächse, von Woche zu Woche folgen andere Formen, bis tief in die Zeit der Dürre erhalten sich zahlreiche Synanthereen [Compositen] und namentlich die Gnaphalieen (die Immortellen)« (Grisebach). Von ferne gesehen, erscheint das Land dicht bewaldet, aber man kann die Eucalyptus-Wälder in allen Richtungen zu Wagen durchreisen. Wir haben hier eine Vereinigung von Steppe oder Savanne (S. 266) und Wald.

Vereinsklasse. **Blattlose Wälder.**

Von merkwürdigen Waldformen können die von *Casuarina*-Arten gebildeten Tjemoro-Wälder auf dem trocknen und nackten Boden der Gebirge von Ost-Java und der Sunda-Inseln genannt werden, wo die Niederschläge gering sind und von dem porösen Boden nicht zurückgehalten werden. Ihr Verdunstungsschutz besteht in ihrem eigentümlichen Sproßbau: schachtelhalmähnliche, fast blattlose, stielrunde, dunkle, matte und grüne Sprosse, oft mit Spaltöffnungen, die in tiefen Furchen der Zweige liegen. Schimper (VI) schildert diese Wälder von dem javanischen Berge Gunung Ardjuno etwa aus 2500—3000 m Höhe. Der Boden ist von den braunen, toten, nadelähnlichen Zweigen der Casuarinen bedeckt, ganz wie mit Kiefernnadeln in einem europäischen Kiefernwalde; und auf dieser Decke wachsen einige Kräuter, z. B. die schmalblättrige *Festuca nubigena* und *Euphorbia Javanica*, die zahlreich vorkommen. Polster kleiner, geruchloser Veilchen (*Viola serpens* u. a.), *Plantago Asiatica*, kleine, weißblütige Umbelliferen (*Pimpinella*-Arten), kleine *Gnaphalium*-Arten, aber besonders *Pteridium aquilinum* geben der Flora ein europäisches Gepräge. Auf weniger steilen Stellen wird die Vegetation üppiger, und es kommen mehrere Sträucher hinzu, darunter *Antennaria*-Arten und *Rubus pruinosus*. Von den Kräutern erinnert *Sonchus Javanicus* an unseren *S. arvensis*, *Valeriana Javanica* ist unserer *V. officinalis* sehr ähnlich; ferner findet man aus

europäischen Gattungen z. B. *Ranunculus prolifer*, *Galium Javanicum*, *Alchemilla villosa*, *Cynoglossum Javanicum*, *Thalictrum Javanicum* und *Agrimonia Javanica*. Die Moose sind hier spärlich.

Fünfter Abschnitt.

Die Halophytenvereine.

1. Kap. Allgemeine Bemerkungen.

Salzreicher Boden kommt auf der Erde an mannigfaltigen Stellen vor, nämlich: längs den Küsten aller Ozeane und den Ufern salziger Binnenseeen, an Salzquellen, die aus der Erde hervorbrechen (z. B. an vielen Stellen Mitteldeutschlands; vgl. Ascherson, Petry) und in den inneren, regenarmen Teilen namentlich der großen Kontinente vermutlich auf altem, trocken gelegtem Meeresboden, der vom Regen nicht ausgewaschen werden konnte. Nach Bunge giebt es 9 solche großen Salzgebiete, wovon jedes einzelne seine floristischen Eigentümlichkeiten hat: das Tiefland Australiens, die Pampas, innere Teile von Nordamerika, westliches Mittelmeergebiet, östliches Mittelmeergebiet, Südafrika, Gebiet des roten Meeres, Gebiet des kaspischen Meeres, Centralasien. Die Salze, um die es sich hier handelt, sind besonders Kochsalz, Gips und Magnesiasalze.

Überall wo der Boden salzreich ist, erscheint eine ganz besondere Vegetation, die nur von einigen wenigen, bestimmten Familien zusammengesetzt wird und deren Formen in morphologischer und in anatomischer Hinsicht eigentümlich sind. Die Salzpflanzenvegetation ist gegen klimatische Einwirkungen in hohem Grade unempfindlich, z. B. gegen die Höhe über dem Meere; überall, in allen Weltteilen und Klimaten und in allen Höhen, die sie erreichen kann, hat sie dasselbe Gepräge. Gewisse Arten haben sogar eine sehr weite Verbreitung, z. B. *Salsola Kali* und *Glaux maritima*, die nicht nur an den Küsten von Nordwesteuropa, selbst

an der regnerischen Küste Norwegens, sondern auch auf den Salzsteppen von Tibet vorkommen; *Salsola* ist in Nordamerika auf Getreidefeldern ein lästiges Unkraut geworden.

Den Halophytenvereinen ist ferner gemeinsam, daß die Flora sehr dürftig und die Landvegetation meist sehr offen ist. Die ausschließende Wirkung des Salzes wurde schon S. 74 behandelt. Es sei noch hinzugefügt, daß die Austrocknungsfähigkeit des Bodens eine Rolle spielt, indem eine geringe (angeblich 1 %) Salzmenge alle anderen Pflanzen außer den Halophyten vertreiben kann, wenn er leicht ausgetrocknet ist, während, wenn dieses nicht der Fall ist, 2—3 % Salz erforderlich sind.

Folgende Familien sind salzliebend: Chenopodiaceae, Aizoaceae, Plumbaginaceae, Portulacaceae, Tamaricaceae, Frankeniaceae, Rhizophoraceae und Zygophyllaceae. Außerdem sind folgende Sippen oft auf Salzboden vertreten: Cruciferae, Caryophyllaceae, Euphorbiaceae, Cyperaceae, Gramineae, Malvaceae, Primulaceae, Asparageae, Compositae u. m. a. Ausgeprägt salzfliehend sind z. B. Amentaceae, Querciflorae, Piperaceae, Urticaceae, Rosiflorae, Ericaceae, Araceae etc. Auch Moose und Flechten gedeihen auf Salzboden nicht.

2. Kap. Eigentümlichkeiten der Lebensformen.

Biologische Eigentümlichkeiten. In der Salzvegetation treten sowohl ein- als auch mehrjährige Kräuter und verholzende Arten (Sträucher und Bäume) auf. Die Anzahl der einjährigen Arten scheint groß zu sein; so sind nach Masclef von den 35 an Salzboden gebundenen Arten Nordfrankreichs 20 Arten mehrjährige, halb verholzende Kräuter, die übrigen, also fast die Hälfte, einmal blühende Arten. Was der Grund der verhältnismäßig großen Menge dieser Arten sei, ist unentschieden; wahrscheinlich wird sie nur mittelbar dadurch hervorgerufen, daß die Salzbodenvegetation gewöhnlich sehr offen ist und also solchen Arten Platz bietet.

Eigentümlichkeiten des Baues. Schon früher (S. 116, 178, 242) wurde auf die außerordentlich große Übereinstimmung in dem äußeren und dem inneren Bau der Halophyten und Xerophyten hingewiesen. Folgende bei den Xerophyten auftretenden, morphologischen und anatomischen Eigentümlichkeiten kommen auch hier vor.

Das augenfälligste Kennzeichen der Salzpflanzen ist, daß die

allermeisten Succulenten sind: die Blätter sind dick, fleischig und hell, mehr oder weniger durchscheinend. Dieses wird teils durch den großen Saftreichtum der Zellen und deren geringeren Reichtum an Chlorophyll, teils durch die kleineren Intercellularräume verursacht. Es ist eine alte Erfahrung, daß gewisse Arten sowohl in einer saftreichen, dickblättrigen Strand- oder Salzvarietät, als auch in einer dünnblättrigen Landform auftreten (Beispiele *Matricaria inodora*, *Lotus corniculatus*, *Geranium Robertianum*, *Hieracium umbellatum*). Kulturversuche (Batalin, Lesage) zeigen gleichfalls, daß gewisse Salzpflanzen auf einem gewöhnlichen, salzarmen Boden dünnere Blätter erhalten und auch andere Kennzeichen verlieren (*Cakile maritima*, *Cochlearia officinalis*, *Salicornia herbacea*, *Spergularia media*, *Salsola Soda* u. a.), während sich andere Arten nicht verändern, und daß umgekehrt gewisse Arten der Landpflanzen bei Kultur auf Salzboden (begießen mit Chlornatrium-Lösung) dickblättriger werden (z. B. *Lotus corniculatus*, *Plantago maior*). Diese Dickblättrigkeit wird besonders durch eine Vergrößerung der Zellen des Mesophylls bewirkt; diese werden groß und rundlich; namentlich die inneren sind arm an Chlorophyll, werden sehr hell und bilden fast ein echtes Wassergewebe. In einigen Fällen tritt ein typisches Wassergewebe auf und wird von einem Palissadengewebe umgeben, z. B. bei *Salsola Kali* (Fig. bei Areschong, I), *Batis maritima* (Fig. bei Warming, VI) und in dem Stengel von *Salicornia*. Schleimzellen kommen auch, wie bei den Xerophyten, zur Entwicklung. Hypodermales Wassergewebe findet man bei den Arten mit mehr lederartigen Blättern, z. B. bei den Blättern der Mangrovensümpfe (hier zugleich oft große Schleimzellen; *Sonneratia*), unter den Gräsern bei *Spinifex squarrosus*.

Ferner ist das Palissadengewebe der Salzpflanzen mächtig. Lesage hat durch Versuche gezeigt, daß die einzelnen Zellen höher werden, daß oft auch Querteilungen stattfinden; das Salz wirkt morphologisch ungefähr ebenso wie Sonnenlicht. Nach Schimper haben in der *Barringtonia*-»Formation« solche Pflanzen, die dem Meere am nächsten stehen, infolge einer stärkeren Entwicklung des Palissadengewebes dickere Blätter als solche, die weiter nach dem Lande zu stehen.

Die Intercellularräume werden klein (Lesage).

Die meisten Arten sind Blattsaftpflanzen (Grisebachs Cheno-

podeenform), einige sind Stammsaftpflanzen, z. B. *Salicornia* und *Caralluma*-Arten (Asclepiadaceen).

Die succulenten Salzpflanzen haben in der Regel eine dunkelgrüne Farbe; wenn alles andere durch die Sonne verdorrt worden ist, bilden sie auf salzhaltigem Boden, z. B. in gewissen Steppen um das kaspische Meer, das einzige Grün, dem das Auge begegnet. Lesage hat durch Versuche nachgewiesen, daß der Chlorophyllgehalt durch vermehrten Salzgehalt bisweilen abnimmt, indem die Chlorophyllkörper kleiner oder weniger zahlreich werden. Wachsüberzüge findet man bei recht vielen Arten, die dadurch eine bläuliche und matte Farbe erhalten (*Eryngium maritimum*, *Triticum junceum*, *Elymus arenarius*, *Crambe maritima*, *Mertensia maritima*, *Glaucium flavum*, *Spinifex squarrosus* u. a.).

Die meisten Salzpflanzen sind kahl. Einige Arten sind jedoch behaart, aber seltener weichhaarig oder grauhaarig (*Kochia hirsuta*, *Senecio candicans*). Die behaarten Salzpflanzen sind gewiß besonders Sandpflanzen; oft haben sie besondere Wasserhaare (S. 200), deren große, kugelige, dünnwandige, perlenähnliche, mit Saft erfüllte Endzellen (»Mehl«) abfallen oder die zu einer matt grauen Decke einschrumpfen (*Atriplex*, *Mesembrianthemum*).

Lederartige und glänzende Blätter kommen bei Bäumen und Sträuchern der Mangrovensümpfe und der verwandten Vegetationen vor (*Rhizophora*, *Bruguiera*, *Nipa fruticans*), ferner in den sandigen Strandwäldern.

Die Spaltöffnungen liegen nach den vorhandenen, nicht zahlreichen Untersuchungen der eigentlichen, succulenten Salzpflanzen aus der Strandvegetation, gewöhnlich in dem oder ungefähr in dem Niveau der Oberfläche, nicht eingesenkt. Die Wanddicke und die Kutinisierung der Epidermis sind nicht bedeutend; dieses ist bemerkenswert und könnte darauf hindeuten, daß die Luft des Standortes selten sehr trocken sei, hängt aber wahrscheinlich damit zusammen, daß der Schutz gegen Transpiration auf andere Weise erreicht wird. Ausnahmen zeigen jedoch die Mangrovenvegetation, der Saxaulbaum u. a.

In morphologischer Hinsicht sei zunächst erwähnt, daß die Höhe der Pflanzen nach Versuchen von Lesage bei gewissen Arten, z. B. bei *Lepidium sativum*, auf Salzboden abnimmt. Die Halophyten erreichen in der Regel ebenfalls weder eine große Höhe

noch einen großen Umfang. Auch aus Versuchen Stange's und anderer geht hervor, daß konzentrierte Nährlösungen (nicht nur von Kochsalz, sondern auch von Salpeter und Glycerin) das Längenwachstum hemmen, während das Dickenwachstum nicht immer größer wird.

Demnächst findet man bei den Halophyten dasselbe Bestreben nach Oberflächenverminderung wie bei den Xerophyten; es zeigt sich namentlich darin, daß die Blätter klein bleiben. Versuche von Lesage zeigen, daß viel Salz im Boden die Blätter kleiner und gleichzeitig dicker macht. Oft sind sie linealisch und halbstielrund (*Suaeda*, *Portulaca*, *Salsola* etc.); die spatelförmige und die längliche Form sind sehr häufig. Die Blätter sind selten eingeschnitten, sondern gewöhnlich ungeteilt und ganzrandig. Einige Pflanzen sind schuppenblättrig, z. B. *Tamarix*; andere werden fast blattlose Stammsaftpflanzen, z. B. *Salicornia*, *Halocnemum*, *Arthrocnemum*, *Haloxylon*; oder sie bleiben saftarm, wie *Ephedra* und *Casuarina*.

Die erikoide Blattform (S. 184), auf der Blattunterseite mit einer behaarten Furche, worin die Spaltöffnungen liegen, haben *Niederleinia juniperoides* (eine Frankeniacee der argentinischen Salzsteppen), *Frankenia*-Arten u. a. Bei einer *Lippia*-Art (*Acantholippia Riojana*, einer Verbenacee) liegen die Blätter dem Stengel aufwärts an; zwischen dem Blatte und dem Stengel treten Haare auf, und auf der assimilierenden Außenseite findet man tiefe, behaarte Furchen.

Sehr häufig nehmen die Blätter eine ähnliche aufrechte Stellung ein wie bei vielen Xerophyten, so daß die Lichtstrahlen sie bei dem höchsten Stande der Sonne unter spitzen Winkeln treffen, und hiermit geht dann ein isolateraler Blattbau einher; Beispiele sind *Atriplex* (*Obione*) *portulacoides*, *Suaeda maritima*, *Sesuvium Portulacastrum*, ein Teil der Arten der Mangrovenvegetation (nach Johow, Karsten, Warming u. a.).

Die Stengel der Halophyten sind oft niederliegend, von einem gemeinsamen Ausgangspunkte, dem Grunde der Hauptachse, nach allen Seiten ausgebreitet; auch die Hauptsache ist niederliegend. Dieses beobachtet man bei *Atriplex*-, *Suaeda*-, *Salsola*- und anderen Chenopodiaceen-Arten, ferner bei *Polygonum lapathifolium*, *Senecio vulgaris* und anderen Pflanzen unserer Küsten. Es wird nicht durch den Wind verursacht, weil keine bestimmte Richtung der Stengel vorherrscht; die große Unregelmäßigkeit deutet auf lokale Verhält-

nisse hin, die gewiß in der verschiedenen Erwärmung des oft steinigen Bodens bestehen (S. 26—27).

Von anatomischen Verhältnissen des Wassergewebes sei außer der schon erwähnten verschiedenen Anordnung noch angeführt, daß sich bei einigen Arten an die Nervenenden Speichertracheïden anschließen (in mehreren Gattungen der Mangrovenvegetation) und daß bei anderen Arten solche im Mesophyll isoliert, ohne Verbindung mit den Nerven, liegen (bei *Salicornia*-Arten u. a.; Duval-Jouve, Hultberg).

Die Verholzung ist im ganzen gering, und hierin besteht eine Abweichung gegen die Xerophyten. Es giebt zwar mehrere dornige Arten, meistens mit Blattdornen (*Salsola Kali*, *Eryngium maritimum*, *Echinophora spinosa*, *Carthamus lanatus* u. a.); diese Arten sind jedoch vielleicht an Sandboden gebunden, dem dann das Auftreten der Dornen zugeschrieben werden müßte.

Ferner kommen auch Idioblasten (Steinzellen) im Palissadengewebe oder sogar im Wassergewebe vor: bei *Sonneratia*, *Rhizophora*, *Carapa* und anderen Mangrovenpflanzen, bei *Scaevola Koenigii* (Schimper, V) u. a.

Die meisten behandelten Eigentümlichkeiten des Baues findet man auch bei den Xerophyten. Es besteht also eine bemerkenswerte Übereinstimmung zwischen Halophyten und Xerophyten; in der That trocknen beide langsam ein, wenn sie starker Verdunstung und Trockenheit ausgesetzt werden; wer succulente Arten getrocknet hat, weiß dieses aus Erfahrung. Bei dem langsamen Trocknen sind jedoch nicht nur die besprochenen Schutzeinrichtungen gegen starke Transpiration wirksam, sondern bei den Halophyten wohl auch der salzige Zellsaft, indem dieser langsamer verdunstet als reines Wasser. Auch in floristischer Hinsicht ist Gemeinsames nachgewiesen worden, z. B. das Vorkommen derselben Arten in der Strand- und der Gebirgsvegetation.

Was ist nun der Grund für diese merkwürdige Übereinstimmung zwischen Pflanzen, die auf sehr trocknem Boden und in sehr trockner Luft wachsen, und solchen Pflanzen, von denen sich viele ganz gewiß unter ähnlichen Verhältnissen entwickeln (Vegetation der kontinentalen Salzsteppen), andere hingegen an Küsten wachsen, wo die Luft durchaus nicht trocken ist und der Boden wasserreich sein kann, zeitweise sogar vom Meere überspült wird (z. B. die

Salicornia-Vegetation an den Küsten der Nordsee während der Flut), oder beständig in Wasser wachsen, wie die Mangrovenpflanzen? Die Antwort hat Schimper (IV, V) zu geben versucht. Er weist zunächst auf den schädlichen Einfluß hin, den das Salz im Zellsafte auf die Assimilation und auf das Leben im ganzen ausübt; Salz wird ein Gift für die Pflanze, indem es leicht in zu großer Menge aufgenommen wird und dann tötlich wirkt. Um zu vermeiden, daß zu viel Salz durch die Transpiration emporgehoben und in den Zellen ausgeschieden werde, müßten sich die Pflanzen, nach seiner Erklärung, gegen zu starke Transpiration schützen, und daher würden die vielen genannten Schutzeinrichtungen gegen diese ausgebildet. Es muß zweifelhaft erscheinen, ob diese Erklärung richtig sei; denn wenn das Salzwasser überhaupt aufgenommen werden kann, und wenn eine, obgleich äußerst langsame und schwache, aber lange dauernde Transpiration vor sich geht, so werden in der Pflanze Salzmassen sicherlich so lange angehäuft, bis eine, für jede Art bestimmte Menge erreicht ist.

Wahrscheinlicher dürfte es sein, daß solche Arten, die viel Salz in ihre Zellen aufnehmen und ertragen können, Halophyten werden; auch auf gewöhnlichem Boden nehmen die Halophyten viel Chloride auf. Der Grund des xerophilen Baues kann vielleicht teils unmittelbar der Einwirkung des salzigen Zellsaftes auf das Zellenwachstum (Entstehen von Succulenz) zugeschrieben werden, teils anderen, noch rätselhaften Korrelationen zwischen der Wurzelthätigkeit und der ganzen morphologischen und anatomischen Entwicklung. Viel wahrscheinlicher als Schimpers vorige Erklärung ist eine andere, von ihm angedeutete Ansicht, daß die Schutzeinrichtungen gegen starke Transpiration vielleicht damit im Einklange seien, daß die Wasseraufnahme aus einer Salzlösung für die Pflanzen schwierig ist (was Sachs 1859 nachgewiesen hat).

Stahl (VI) hat festgestellt, daß Salzaufnahme bei Nicht-Halophyten ein Schließen der Spaltöffnungen veranlasst und dadurch die Kohlensäure-Assimilation verhindert, wodurch die schädliche Wirkung des Salzes auf jene Pflanzen jedenfalls teilweise erklärt wird, daß sie aber bei den Halophyten gerade immer offen sind. Die Blätter der Halophyten transpirieren, was Stahls Versuche bestätigen, dauernd durch die Spaltöffnungen, die wichtigsten Ausgänge für den Wasserdampf, und schließen diese auch dann nicht, wenn

sie welken. Also können die Halophyten ihre Transpiration durch Schließen der Spaltöffnungen nicht regulieren, und »vielleicht steht gerade hiermit das in so auffallender Weise hervortretende Vorhandensein der anderen Schutzmittel gegen Transpiration im Zusammenhang.« Die von Stahl entdeckten Thatsachen erscheinen als sehr wichtige Beiträge zu der Lösung der vorliegenden schwierigen Frage.

Man findet Halophyten auf sehr verschiedenen Nährboden; einige sind hydrophil, andere xerophil. Von den hydrophilen ist eine große Gruppe von Vereinen schon früher behandelt worden: nämlich die Vereine des Meeres (im dritten Abschnitte); es sind noch die Mangrovensümpfe und die anderen an sumpfigen Salzboden gebundenen Pflanzenvereine zu besprechen. Die xerophilen Halophytenvereine können nach dem Boden in lithophile, psammophile und pelophile eingeteilt werden, je nachdem sie an Felsen und Steine, oder an Sand, oder an Thon gebunden sind. Es kommen Vereine vor, die nur aus Kräutern bestehen, ferner solche, die zugleich Sträucher enthalten, oder sogar solche mit Bäumen, reine Wälder. Es können wohl folgende Vereinsklassen aufgestellt werden.

1. Klasse: **Tropische Strandsumpfvegetation** (Mangrove u. a.); 3. Kap.
2. » **Salzsümpfe mit Krautvegetation** (meist Scirpeta); vgl. S. 303 und 310.
3. » **Halophile Vereine auf Felsen**; vgl. S. 304.
4. » **Kraut- und Strauchvegetation** auf salzhaltigem **Sandboden** und **Grusboden**; vgl. S. 304.
5. » **Tropische Strandwälder auf Sandboden**; vgl. S. 305.
6. » **Wälder blattloser Halophyten auf Sandboden**; vgl. S. 310.
7. » **Kraut- und Strauchvegetation** auf salzhaltigem **Thonboden (Lagunengebüsche, Salzsteppen** u. a.); vgl. S. 306 und 308.
8. » **Salzwüsten**; S. 309.
9. » **Strandwiesen**; S. 307.

3. Kap. Die Mangrovensümpfe.

Von allen an Sümpfe in salzigem oder brackigem Wasser gebundenen Pflanzenvereinen sind die Mangrovensümpfe die größten, interessantesten und am besten bekannten. Sie treten an allen tropischen Meeren, besonders an flachen Küsten auf, wo das Wasser verhältnismäßig ruhig ist (Lagunen, Buchten, Flußmündungen), aber nicht, wo Felsenboden und Brandung vorkommen; Ebbe und Flut verhindern ihr Auftreten nicht und machen sich immer geltend. An vielen Stellen erstreckt sich die Mangrovenvegetation längs den großen Flüssen weit in das Land hinein. Das Wasser ist gewöhnlich mehr oder weniger brackig.

Die Mangrovenvegetation ist meist eine niedrige Wald- oder eine Gebüschvegetation und stellt sich, vom Meere aus gesehen, als eine dunkelgrüne, dichte, oft undurchdringliche Masse niedriger Bäume mit einer Unzahl bogenförmiger Luftwurzeln dar. *Rhizophora Mangle* erhebt sich jedoch auf günstigen Stellen zu einem stattlichen Hochwalde, z. B. an den Flußmündungen Venezuelas (Johow). Gewöhnlich sind die Kronen unten in einer geringen Höhe über dem Wasser scharf abgeschnitten, und unter ihnen sieht man, wo *Rhizophora*-Arten den äußersten Rand der Vegetation bilden, den Wirrwarr jener zahllosen braunen Wurzeln. Der während der Ebbe stellenweise bloßgelegte Boden ist ein weicher, tiefer, schwarzer Schlamm, der mit organischen, verwesenden, stinkenden, offenbar bakterienreichen Massen erfüllt ist. Das Wasser zwischen den Bäumen kann mit einer schmutzigen Haut bedeckt sein, und Luftblasen steigen vom Grunde herauf, platzen auf der Oberfläche und verbreiten ihren Inhalt von Mikroben in die Luft.

Viele Krustaceen verschiedener Gattungen leben hier, durchwühlen den Boden, begraben welke Blätter und entfalten eine ähnliche Thätigkeit wie die Regenwürmer in dem salzfreien Humusboden (C. Keller).

Die Flora ist artenarm (etwa 26 Arten aus 9 Familien) und auf den ausgedehnten Gebieten der alten Welt ziemlich gleichförmig; die nahe verwandte amerikanische Flora ist noch ärmer (4 Arten). Die Arten gehören zu folgenden Familien: Rhizophoraceen (9, und 1 amerikanische), Combretaceen (2, und 1 am.), Lythraceen (3), Myrsinaceen (1), Rubiaceen (1), Acanthaceen (1), Verbenaceen

(1, und 2 am.), Meliaceen (2), Palmen (2). Von diesen 26 Arten ist nur 1 Art *(Acanthus ilicifolius)* ein Kraut.

Anpassungsverhältnisse.

1. Befestigung. Die Weichheit des Bodens und die verschiedene Tiefe des Wassers machen sich geltend und rufen zunächst eine Verteilung der Arten in Zonen (Bestände) hervor; zu äußerst wachsen solche, die sich in dem tieferen Wasser am besten befestigen können, die *Rhizophora*-Arten, innerhalb dieser, in niedrigerem Wasser oder trocknerem Boden, solche Arten, die dieses in geringerem Grade zu thun vermögen (*Avicennia*, *Bruguiera*, *Aegiceras*, *Carapa* u. a.).

Wahrscheinlich machen sich in den verschiedenen Zonen auch Unterschiede im Salzgehalte geltend.

Die *Rhizophora*-Arten befestigen sich durch Stützwurzeln, d. h. durch Luftwurzeln, die vom Stamme entspringen und, indem sie sich oft strahlenförmig verzweigen, unter einem großen Bogen in den Boden hinabwachsen. So werden die Bogen, worauf ein Baum ruht, sehr zahlreich; die Basis und der Widerstand gegen die Biegungen, welche die Wasserbewegung und die Winde veranlassen könnten, werden größer, als wenn der Stamm nur auf sich allein stände. Der anatomische Bau der Wurzeln stimmt mit den ungewöhnlichen Anforderungen, die an sie als Stützwurzeln gestellt werden, überein und weicht von dem der meisten anderen Wurzeln dadurch ab, daß das mechanische Gewebe um ein großes Mark in Röhrenform angebracht ist. Ähnliche Stützwurzeln haben namentlich auch *Ceriops* und *Acanthus ilicifolius*.

Indem die Rhizophoren als äußerste Vorposten der Mangrove zwischen ihren Wurzeln Schlamm sammeln, befördern sie die Landbildung.

2. Atemwurzeln. Die Atmung ist in dem wasserreichen, mit organischen Teilen erfüllten, sauerstoffarmen Boden schwierig. Daher haben alle Mangrovenpflanzen ein stark entwickeltes System von Lufträumen; die untergetauchten Teile haben einen sehr schwammigen und weichen Bau; Spaltöffnungen und ungewöhnlich große Lenticellen auf den über Wasser befindlichen Teilen verbinden die Intercellularräume mit der Atmosphäre. Die Luftwurzeln von *Rhizophora* dienen zugleich als Atemwurzeln. Andere Arten haben ganz besondere, ungewöhnliche Atemwurzeln. *Avicennia* hat aufwärts wachsende, unverzweigte, fußlange (»Asparagus-ähnliche«) Wurzeln;

diese stehen in sehr langen Reihen, die von den Bäumen ausstrahlen und die Lage der wagerechten Wurzeln bezeichnen, von welchen sie entspringen. Ähnliche Atemwurzeln haben *Sonneratia* und *Laguncularia* (diese gehört jedoch nicht zu der eigentlichen Mangrovenvegetation). Knieförmig gebogene Wurzeln, deren Knie das Wasser überragt, kommen bei *Bruguiera* und in geringerem Grade bei *Lumnitzera* vor; kammförmige Verlängerungen, die mit der Wurzel wachsen, hat *Carapa*. Versuche bekräftigen die Auffassung, daß diese eigentümlichen Bildungen Atemwurzeln sind. Der anatomische Bau ist mit der Atmung im Einklange.

3. Keimung; Viviparie. Mehrere Pflanzen der Mangroven zeigen die seltene Erscheinung, »lebendig gebärend (vivipar)« zu sein, indem der Keim schon auf der Mutterpflanze, ohne Ruhezustand und beständig von ihr ernährt, zu einer mehr oder weniger entwickelten Pflanze auswächst; dieses bei anderen Pflanzen abnorme Verhalten ist hier normal. Man findet folgende Stufenreihe. 1. Bei *Aegiceras* tritt der Keim aus dem Samen heraus, bleibt aber von der Frucht umschlossen; er hat einen grossen Keimstengel und ist grün. 2. Bei *Avicennia* treten das Endosperm und später der Keim aus dem Samen heraus und liegen frei in dem Fruchtfache; der Keim ist grün und wird von der Mutterpflanze durch eine lange, hyphenähnliche Saugzelle, welche die Placenta durchwächst, ernährt. 3. Bei *Rhizophora* und nahestehenden Gattungen (*Bruguiera*, *Ceriops*) wächst der Keim nicht nur aus dem Samen, sondern auch aus der Frucht heraus und ragt aus dieser mit dem bei einigen Arten über $^1/_2$ m langen, grünen Keimstengel hervor; »wie lange, grüne Schoten hängen die ausgewachsenen Keimpflanzen von den Zweigen herab.« Das Keimblatt dient als Aufsaugungsorgan, das aus der Mutterpflanze Nahrung zuführt. Zuletzt reißt sich der Keimstengel mit der Plumula von dem Keimblatte los, das in der Frucht sitzen bleibt und mit ihr verwelkt. Der Keimstengel fällt in das Wasser oder den Schlamm hinab und ist durch seine ganze Form (er ist etwas keulenförmig und hat ein spitzes Keimwurzelende) an dieses Fallen und an das Einbohren in den Schlamm angepasst; hier entwickeln sich die schon angelegten Seitenwurzeln schnell. Gelingt es dem Keimstengel nicht, sich zu befestigen, so schwimmt er und wird sich sogar an einem ganz anderen Strande anheften können, so daß er mit Hilfe des Wassers zugleich die Wanderung der Art besorgt.

Die Viviparie ist bei den in sehr tiefem Wasser und sehr weichem Boden wachsenden Rhizophoraceen am stärksten und für sie offenbar eine günstige Eigenschaft.

Als eine Anpassung an die Verhältnisse muß auch die Eigentümlichkeit angesehen werden, daß der Keim grün ist und daß Verankerungsorgane vorkommen, teils aufwärts gerichtete steife Haare auf dem Keimstengel (Widerhaken), teils Seitenwurzeln, die fertig angelegt sind (bei *Avicennia*, *Aegiceras*, *Sonneratia*, *Rhizophora* u. a.) und in kurzer Zeit hervorbrechen können.

4. Wanderungsmittel. Alle Strandpflanzen haben sehr weite Verbreitungsgebiete. Die Mangrove enthält ziemlich dieselben Arten längs allen tropischen Küsten von Australien bis Ostafrika (ausgenommen die sehr regenarmen, trocknen Küsten Arabiens). Die Gründe hierfür sind teils, daß Medium und Temperatur überall gleichförmig sind, teils die vorzüglichen Wanderungsmittel. Die Früchte, Samen oder Keimpflanzen der Mangrovenarten können wegen der Lufträume der Schale oder anderer Teile, die das spezifische Gewicht vermindern, sehr lange schwimmen und verlieren dabei die Keimfähigkeit nicht (Hemsley, Schimper).

5. Xerophiler Bau. Die Mangrovenarten sind bis auf eine (S. 300) Bäume oder Sträucher. Ihre Laubsprosse zeigen, obgleich die Pflanzen in Wasser oder auf einem sehr wasserreichen und schlammigen Boden wachsen, merkwürdigerweise mehrere Bauverhältnisse, die auch bei den an Trockenheit angepaßten Pflanzen vorkommen. Es sind namentlich folgende:

a. Die Blätter sind dick, lederartig oder etwas fleischig (besonders bei *Sonneratia*, *Lumnitzera*, *Carapa*, *Rhizophora*, *Avicennia*).

b. Die Epidermis ist dickwandig und stark kutinisiert; die Blätter sind oft sehr glänzend (z. B. bei *Rhizophora Mangle*).

c. Die Spaltöffnungen sind unter das Niveau der Oberfläche eingesenkt; krugförmige Vorhöfe sind allgemein.

d. Wassergewebe ist immer vorhanden, oft sehr mächtig. Bei *Rhizophora mucronata* werden die älteren Blätter, die nicht weiter assimilieren, dicker als sie in der Jugend waren; dieses rührt von der Vergrößerung ihres Wassergewebes her; das Blatt ändert die Funktion (Haberlandt).

e. Das Mesophyll hat fast keine Intercellularräume, und das Pa-

lissadengewebe ist das einzige oder das überwiegende Chlorophyllgewebe (*Sonneratia*, *Lumnitzera* u. a.).

f. Die Nervenenden breiten sich in kurze Speichertracheïden aus (*Bruguiera*, *Avicennia*, *Ceriops* etc.; vgl. S. 206).

g. Lange Steinzellen oder bastähnliche mechanische Zellen liegen bei einigen Arten zwischen den Palissadenzellen (besonders bei *Rhizophora*, *Sonneratia*, *Carapa*; vgl. S. 208).

h. Schleimzellen findet man bei mehreren Arten (*Sonneratia*, *Rhizophora* u. a.).

i. Einige Blätter sind stark und dicht behaart (*Avicennia*).

k. Profilstellung der Blätter und damit einhergehende Isolateralität kommen bei *Sonneratia*, *Lumnitzera*, *Ceriops* vor (auch bei *Laguncularia*).

Der Grund dieses xerophilen Baues ist, wie früher dargelegt wurde, etwas rätselhaft. Es sei daran erinnert, daß auch viele Sumpfpflanzen des Süßwassers und viele Moorpflanzen Bauverhältnisse zeigen, die jedenfalls s c h e i n b a r Anpassungen an Trockenheit sind (vgl. S. 174).

Litteratur über die Mangrovenvegetation: Warming (III), Schimper (V), Schenck (V), Haberlandt, G. Karsten.

Die **Nipa-»Formation«** nennt Schimper die von der Palme *Nipa fruticans* in Ostasien und Australien gebildete Vegetation, die sich an die Landseite der Mangrovensümpfe anschließt und also an Lagunen und Sümpfen, aber meist auf trocknerem und minder salzhaltigem Boden vorkommt; jedoch kann sie auch unmittelbar aus dem Wasser emporwachsen. Die Palme ist fast stammlos, hat aber mächtige, bis 6 m lange, gefiederte Blätter und kann so dicht wachsen, daß man sich nur mit der Axt einen Weg durch die Vegetation bahnen kann, worin auch andere Arten, darunter solche der Mangrove, als untergeordnete Bestandteile auftreten können. Analog mit dieser Vegetation ist die *Bactris*-Vegetation Südamerikas.

Auch andere Salzsumpfpflanzenvereine findet man teils an den Küsten der Ozeane, teils an salzigen Binnengewässern. Selbst bei uns giebt es Andeutungen solcher Vereine in der Vegetation von *Scirpus maritimus* und *S. Tabernaemontani* u. a., die an vielen Stellen vorkommt.

4. Kap. Andere Halophytenvereinsklassen.

Da noch nicht genügende Nachweise vorliegen, um die Zusammensetzung, die biologischen Verhältnisse, die Verwandschaft etc. der anderen halophilen Vereinsklassen darzulegen, so werden diese hier in einem Kapitel behandelt und so gut wie möglich gekennzeichnet.

Felsenliebende Vereine. Auf Felsen am Meere können die Pflanzen aus zwei Gründen einen xerophilen Bau erhalten; ein Grund ist die Felsennatur im allgemeinen (S. 214), der andere die Nähe des Meeres. Der Gischt der Brandung und die vom Wellenschaume und vom Winde auf den Pflanzen abgesetzten Salzteilchen rufen eine floristische Modifikation der Felsenvegetation hervor, indem ihr Halophyten, gewöhnlich blaugrüne und saftreiche Arten, im Norden z. B. *Silene maritima*, beigemischt werden. Die Strandfelsen tragen oft Arten, die nicht auf anderen Standorten wachsen, so am Mittelmeere, in Westindien etc. Auf den kanarischen Inseln werden die unzugänglichen Felsen, welche die Brandung beständig mit ihrem salzigen Wasserstaube benetzt, von zahlreichen *Statice*-Arten geschmückt, welche große, hellgrüne Blattrosetten und etwa 0,5 m hohe Blütenstände mit blauen, roten oder weißen Blüten besitzen (Christ).

Sandstrand-Vegetation. Schon S. 241 wurde die Vegetation des Sandstrandes, namentlich die nordische behandelt. Sie ist eine Halophytenvegetation, weil der Sand am Meere salzhaltig ist und das salzige Grundwasser dicht unter der Oberfläche auftritt. Der Sand kann übrigens Quarz-, Kalksand etc. sein. In den Tropen treten andere Arten auf, die der Vegetation ein ganz abweichendes Gepräge geben können; diese Vereine dürfen jedoch gewiß nicht als besondere Vereinsklassen aufgefasst werden.

Unter dem Namen Pescaprae-»Formation« hat Schimper die tropische Sandstrand-Vegetation behandelt, worin die Convolvulacee *Ipomoea pes caprae* eine hervorragende Rolle spielt. Die großblättrigen, fleischigen, dunkelgrünen und mehrere m langen, bisweilen mit großen, roten Blüten geschmückten Sprosse dieser Art kriechen auf dem Sande hin, schlagen in ihm Wurzeln und bilden

ein oft dichtes Netzwerk. Überdies kommen mehrere andere Arten vor, die gleichfalls großenteils auf dem Sande wachsen und nicht, wie bei uns *Carex arenaria*, weit kriechende, im Sande begrabene Rhizome haben; dieses Verhalten steht vielleicht damit in Verbindung, daß fliegender Sand hier seltener ist, teils weil der Sand oft ein schwerer und grobkörniger Kalksand (Korallensand) ist, teils weil die Winde nicht mit der Stärke wie an unseren nordischen Küsten wehen.

Im Wachstum sind der *Ipomoea* mehr oder weniger ähnlich *Canavalia*-Arten (Warburg erwähnt eine *Canavalia*-»Formation« von den Molukken), das fleischige *Sesuvium Portulacastrum* u. a.; daran schließen sich Amarantaceen (*Alternanthera*, *Achyranthes*, *Iresine* oder *Philoxerus vermicularis*), Rubiaceen (*Spermacoce*, *Hydrophylax*) und selbst Gräser (*Sporobolus Virginicus*, *Cynodon Dactylon*) und Cyperaceen (*Remirea maritima*, *Fimbristylis sericea*). Am asiatischen Strande spielt der blaugrüne *Spinifex squarrosus* eine ähnliche Rolle und hat ähnliche unterirdische Rhizome wie der Helm bei uns; die Mächtigkeit seines Wassergewebes steht wohl damit in Verbindung, daß er auf salzhaltigem Boden wächst. Der Gegensatz zwischen der Vegetation der europäischen Quarzsanddünen und der tropischen Sandstrandvegetation zeigt sich auch darin, daß *Convolvulus Soldanella*, die europäische Verwandte der *Ipomoea pes caprae*, unterirdisch wandert.

Der tropische Sandstrand zeigt wie der unserige Beispiele von Rosettenbildung, indem die Sprosse oft niederliegend und nach allen Seiten, ohne Wurzeln zu schlagen, lose auf dem Sand ausgebreitet sind, der ostindische Strand z. B. bei *Euphorbia thymifolia* und *pilulifera*, *Sida*-Arten, *Indigofera enneaphylla* (Schimper), der amerikanische bei *Euphorbia buxifolia*, *Heliotropium inundatum*, *Cakile aequalis*, *Portulaca pilosa* u. v. a. Alle diese Pflanzen sind kleinblättrig und mehr oder weniger saftreich.

Tropische Strandwälder. Psammophyten und Halophyten vermischen sich am Sandstrande in der Nähe des Meeres. Nach dem Lande hinein wird die Vegetation allmählich rein psammophil, in dem Grade, wie das Salz aus dem Sande ausgewaschen worden ist; und hier treten in den Tropen niedrige Strandwälder oder Buschwälder auf, die insoweit doch halophil sind, als sie nur an den

Meeresküsten vorkommen und als die Wurzeln wahrscheinlich bis zu dem salzhaltigen Grundwasser hinabreichen (S. 250).

Hierher gehört die von Schimper behandelte ostasiatische *Barringtonia*-»Formation«, wo die großblättrigen und großblütigen Myrtaceen *Barringtonia racemosa* u. a. Arten, ferner *Hibiscus tiliaceus, Casuarina, Thespesia populnea, Terminalia Catappa, Heritiera litoralis* u. v. a. eine Rolle spielen (Schimper, V). Diese Vegetation kann durch *Caesalpinia Bonducella, Canavalia*-Arten und andere Lianen fast undurchdringlich gemacht werden. In den ostasiatischen Strandwäldern treten Kokospalmen und eigentümliche Typen wie *Pandanus*, z. B. *P. labyrinthicus*, auf, die den Rhizophoren im Wuchs ähnlich sind, weil auch sie sich in einem losen Boden befestigen müssen.

Hierher gehört ferner die westindische *Coccoloba*-Vegetation, wo *C. uvifera* vorherrscht, ein kleiner Baum oder Strauch mit großen, sehr steifen, steil aufwärts gerichteten Blättern; er bildet am Strande Gebüsche und kann mit wurzelschlagenden, kriechenden Zweigen auftreten. Mit ihm findet man viele andere Arten, auch einige in Asien auftretende Arten oder Gattungen.

Hier schließen sich weiterhin die brasilianischen Restingawälder an, die in vielem an die S. 265 behandelten Campos cerrados des Inneren Brasiliens erinnern. Diese Strandwälder bilden den Übergang zu den gewöhnlichen Xerophytenwäldern; die in einigen dieser Wälder häufigen gekrümmten Stamm- und Zweigformen kommen auch hier vor; die Blätter sind bei einigen Arten lederartig, steif, dick und behaart, ohne fleischig zu sein, aber bei anderen fleischig und kahl. Die Restingawälder Brasiliens erscheinen nicht streng an den Strand gebunden, weil sie nach Schenck oft tief im Lande auftreten können, wo es keinen Salzboden giebt.

Halophytenvereine auf Thonboden. An nordischen und anderen Stranden giebt es andere halophile Vereine als die des Sandbodens, namentlich die des Thonstrandes (vgl. Warming, VI, XIII). Vorzügliche Beispiele hierfür findet man an den östlichen Küsten der Nordsee in den Marschgegenden, wo die Flut eine Menge äußerst feine, organische und anorganische, meist thonige Bestandteile herbeiführt, die sich während des Hochwassers niederschlagen. Festgehalten und abgeseiht werden diese Bestandteile zunächst vom See-

grase *(Zostera)*, das große, Schlick sammelnde Bänke bildet (S. 149), in niedrigerem Wasser demnächst von Algen und besonders von *Salicornia herbacea.* Diese ist eine Land bildende Pflanze, die — wie Ähnliches in der Natur oft geschieht — ihr eigenes Dasein dadurch zerstört, daß sie den Boden für andere Pflanzen vorbereitet, welche zu einem trockneren Boden besser passen.

Salicornia herbacea bildet in reinem, aber sehr offenem Bestande die äußerste Zone der eigentlichen Landvegetation; sie überzieht große Strecken der während der Ebbe trocken gelegten Watten und steht während der Flut unter Wasser, obwohl sie eine kaktusähnliche Stammsaftpflanze und anscheinend wie ein sehr ausgeprägter Xerophyt ausgestattet ist: mit Blattlosigkeit und einem fleischigen Stengel, der die Assimilation übernommen hat, ein von dem inneren Wassergewebe scharf abgesetztes, zweischichtiges Palissadengewebe (Warming, VI, Fig. 1) und obendrein tracheïdenförmige Wasserzellen (S. 206) besitzt.

Wenn der Boden höher und trockner geworden ist, indem sich der Schlick im Laufe der Jahre zwischen den übrigens einjährigen Salicornien niedergeschlagen hat, so findet sich die *Glyceria*-Vegetation ein; sie ist anscheinend ein Bestand, der in die besondere **Vereinsklasse der Strandwiesen** gehört. *Glyceria maritima* bildet mit ihren schmalblättrigen, bläulichgrünen Sprossen (Warming, VI, Fig. 3) einen niedrigen, zusammenhängenden und dichten, oder nach dem Meere zu unterbrochenen Grasteppich; mit ihr finden sich andere ausgeprägte Halophyten ein: *Triglochin maritimum, Spergularia marina, Suaeda maritima, Plantago maritima, Aster Tripolium, Glaux maritima, Statice Limonium*, Arten von *Atriplex, Cochlearia* u. a.; alle sind auf eine oder die andere Art deutlich wie Halophyten gebaut. *Agrostis alba* var. *stolonifera* spielt dieselbe Rolle wie die *Glyceria*, aber auf sandigerem Boden. Cyanophyceen, *Rhizoclonium*- und *Vaucheria*-Arten sind auf Thonboden nicht selten.

Indem diese Arten in immer größerer Menge auftreten und sich der Boden allmählich erhöht, wird *Glyceria maritima* unterdrückt, und die Vegetation geht in die höhere Strandwiese über, die wesentlich eine aus mehrjährigen Kräutern (darunter auch Gräser) bestehende, sehr niedrige und dichte Vegetation ist,

welche jedoch wegen ihres Anschlusses an einen ausgeprägten Salzboden nicht zu den mesophilen Wiesen gerechnet werden darf. Hier treten unter anderen folgende Arten auf: *Juncus Gerardi*, *Plantago maritima*, *Glaux*, *Armeria maritima*, *Trifolium fragiferum*, *Artemisia maritima*, *Ophioglossum*, von Gräsern z. B. *Hordeum secalinum*, *Festuca rubra* etc. Von einjährigen Arten findet man *Lepturus filiformis*, *Erythraea*-Arten und den Halbschmarotzer *Odontites*. Die Wurzeln dieser Pflanzen bilden oft eine bis 20 cm dicke Rohhumusschicht. Durch Eindeichen der Strandwiesen, dadurch hervorgerufenes Auswaschen des Salzes und durch Kultur erhält man die Marschwiesen.

Die nordischen Salzwiesen beginnen übrigens nicht immer auf Thonboden; auch Sandboden kann den Grund zu ihnen legen (Warming, XIII).

Lagunengebüsche. Auf Thonboden der Küsten des Mittelmeeres, z. B. bei Montpellier (Flahault et Combre) tritt eine ungefähr $^1/_3$—$^1/_2$ m hohe, dichte, dunkelgrüne Halophytenvegetation auf, die besonders aus der strauchartigen *Salicornia fruticosa* besteht (Duval-Jouve, I), der besonders *Atriplex portulacoides*, *Statice Limonium*, *St. bellidifolia* u. a. Arten, *Scirpus Holoschoenus* etc. beigemischt sind. Im Schatten der Sträucher wächst oft eine Cyanophycee, *Lyngbya aestuarii*, in verfilzten Massen. Dieser Verein weicht von unseren, vorhin behandelten Thonstrandvereinen durch die strauchartigen Arten ab und muß von ihnen als Vereinsklasse der Lagunengebüsche geschieden werden, die zunächst mit der Salzsteppe auf Thonboden zu vergleichen ist.

An den Küsten des karaibischen Meeres findet man an den Lagunen flache und thonige Strecken, die mit einer, dieser südeuropäischen ökologisch offenbar nahe verwandten Vegetation bewachsen sind. Von strauchartigen Arten kommen hier folgende vor: *Batis maritima* (gewöhnlich $^1/_2$ m hoch), *Salicornia ambigua*, *Sesuvium Portulacastrum* (kann gesellig auftreten und weite Strecken mit einer häufig niedrigen, saftreichen, blaugrünen Decke überziehen), ferner Arten von *Portulaca* und *Heliotropium* (*H. Curassavicum*) u. a.

Salzsteppen giebt es an vielen Stellen der inneren, kontinentalen Teile der Länder (Spanien, Ungarn, Südost-Rußland, Asien,

Nordamerika, Pampas Argentiniens, Australien etc.; vgl. S. 256, 262). Sie sind mit den äußersten Zonen des Thonstrandes, namentlich mit der *Salicornia*- und der *Glyceria*-Zone, ökologisch nahe verwandt, aber doch besonders mit der besprochenen halophilen Strauchvegetation an den Küsten des Mittelmeeres und Amerikas. Der Boden ist mehr oder weniger thonig und unvollständig bewachsen; die Arten sind wenig zahlreich, bilden auf dem oft grauen oder weißlichen Boden zerstreute Rasen, die als dunkle Flecken erscheinen, und sind meist entweder dunkelgrün und kahl, oder mit einer grauen (mehligen, schuppigen, filzigen) Haarschicht bedeckt, oder durch Wachs blaugrün. Die Salzsteppe bleibt grün, wenn alle andere Vegetation ringsum welk geworden ist (S. 256). Viele Arten sind mehr oder weniger strauchartig und haben schmale, linealische oder spatelförmige Blätter oder sind blattlos.

Auf den europäisch-asiatischen Salzsteppen findet man Arten der Gattungen *Anabasis*, *Halimocnemis*, *Haloxylon*, *Brachylepis* (Asclepiadacee) etc.

In Nordamerika kommen z. B. folgende Chenopodiaceen vor: *Sarcobatus Maximiliani* (*S. vermiculatus*, »Pulpy-thorn«, Saftdornstrauch), *Atriplex canescens*, *Spirostachys occidentalis*, *Salicornia herbacea*, *Suaeda* u. a.; sie sind teilweise Sträucher. Die von ihnen gebildeten Salzsteppen liegen auf den großen Hochebenen westlich der Rocky Mountains, z. B. in der Gegend des Salzseees von Utah.

Die Salzsteppen Argentiniens (los Salitrales) sind in die Pampas eingemischt und gehen in sie über. Pflanzen, die nur auf Salzboden wachsen, sind *Suaeda divaricata*, *Spirostachys Patagonica* und *vaginata*, *Halopeplis Gilliesii*, *Niederleinia juniperoides*, *Statice Brasiliensis* u. a. (F. Kurtz).

Salzsteppen und andere Steppen sind natürlicherweise häufig durch sehr allmähliche Ubergänge miteinander verbunden, weil der Boden der Steppen oft etwas salzhaltig ist. Sie gehen auch in reine

Salzwüsten über. Als typisch kann die große persische Salzwüste genannt werden, die noch unfruchtbarer als die Sahara ist und 1/30 des persischen Reiches umfasst. Der thonige, in der Tiefe schlammige Boden hält das Salz zurück, das stellenweise auskrystallisiert und bis fußdicke Schichten bildet. Auf dieser gelblichgrauen, 115 geographische Meilen weit ausgedehnten Fläche, deren

Hauptmasse Sand ist, welchem Kalk, Eisenoxyd, Kochsalz, schwefelsaures Natron und Thon beigemischt sind, gedeiht gar keine Pflanze, kein Grashalm, kein Moos, auch keine noch niedrigere Pflanze: sie ist die Wüste der Wüsten.

Die Salzwüsten Argentiniens sind nach Brackebusch oft riesigen Schnee- und Eisfeldern, und in der Regenzeit Salzseeen ähnlich; einige sind ganz pflanzenlos. Von den Chenopodiaceen werden folgende genannt: Arten von *Atriplex*, *Spirostachys*, *Halopeplis*, *Suaeda*, von Gräsern *Munroa*, *Muehlenbergia*, *Pappophorum*, *Chloris* etc. Außerdem giebt es Papilionaceen, Portulacaceen, Apocynaceen, Cactaceen etc.

Salzsümpfe treten im Anschlusse an die Steppen und die Wüsten auf, wo Wasser vorhanden ist. Nach Martjanow werden die in Centralasien am Altai vorkommenden von einer dichten Einfassung aus *Phragmites communis* umgeben, die mehrere m hoch wird (S. 163) und außerhalb deren man auf trocknerem Boden folgende Arten findet: *Salicornia herbacea*, *Suaeda maritima*, *Taraxacum collinum*, *Lactuca Sibirica*, *Triglochin maritimum*, *Plantago maritima*, *Glaux maritima*, *Atriplex litoralis*, *Aster Tripolium* u. a., also großenteils Arten, die aus der nordischen Flora wohlbekannt sind.

Blattlose Halophytenwälder. Schließlich sei erwähnt, daß es außer der an Brackwassersümpfe gebundenen Mangrovenvegetation wirkliche Wälder auf dem salzhaltigen Sandboden Centralasiens giebt (eine besondere Vereinsklasse). Der Saxaulbaum, die Chenopodiacee *Haloxylon Ammodendron*, bildet diese Wälder; er erreicht eine Höhe von 5—6 m und eine Stammdicke etwa von 20 cm; die grauen Stämme sind gekrümmt und gedreht und sehen mit ihren zahlreichen, schuppigen, dünnen, *Salicornia*-ähnlichen Zweigen wie ein »grün gefärbtes Bündel von Reisern« aus (Basiner). Der Baum bildet einen Wald ohne Nadeln und Blätter, der aber doch grün ist und blüht und an die *Casuarinen*-Wälder Australiens erinnert. Das Holz ist hart, sehr spröde und ohne Jahresringe. An ihn schließen sich wenige andere Pflanzen: *Calligonum Persicum*, *Pteropyrum Aucherii* u. a.; an solchen Stellen beobachtet man auch den Wurzelschmarotzer *Cistanche tubulosa* mit seinen schmutzig violetten Blüten.

Auch Tamariskengebüsche entstehen stellenweise; sie können eine recht bedeutende Höhe erreichen und sehen matt, bläulich, glanzlos aus; in der Blütezeit bedecken sich die schuppigen, dünnen Zweige mit zahllosen kleinen, hellroten Blüten.

Da Halophyten und Xerophyten vielfach übereinstimmen, so ist es nicht auffällig, daß die Lebensformen der einen Vegetation in die von der anderen Vegetation gebildeten Vereine eingemischt sein können. Man kann in Venezuela und auf den westindischen Inseln Arten der eigentlich nicht salzliebenden Kakteen und Bromeliaceen in die Strandvegetation zwischen *Batis*, *Sesuvium* und andere echte Strandpflanzen eingemischt beobachten. Nach Schimper kommen auf Java alpine Pflanzen an salzreichen, feuchten Stellen vor, und Battandier hat zwischen der Strand- und der Hochgebirgsflora Algiers eine floristische Ähnlichkeit gefunden.

Sechster Abschnitt.

Die Mesophytenvereine.

1. Kap. Allgemeine Bemerkungen.

Unter Mesophyten sind, wie schon S. 117 auseinandergesetzt wurde, solche Pflanzen zu verstehen, welche Boden und Luft von mittlerer Trockenheit oder Feuchtigkeit lieben und sowohl Boden mit stehendem Wasser als auch stark salzhaltigen Boden meiden. Kein Faktor wirkt in extremer Weise ein. Die Mesophyten lieben Niederschläge, die über die Jahreszeiten gleichmäßiger verteilt sind, als da, wo die Xerophyten ihre Heimat haben. Der Boden ist auf den Standorten der Mesophyten gewiß immer humusreich.

Der morphologische und der anatomische Bau der Mesophyten ist, wenn man ihn mit dem der Hydrophyten, Xerophyten und Halophyten vergleicht, im allgemeinen von so mittlerer Beschaffenheit

und für die Botaniker der gemäßigten Gegenden, wo die wissenschaftliche Forschung ihre Heimat hat, ein alltäglicher, daß man Schwierigkeiten gehabt hat, die hier vorkommende Angepasstheit zu verstehen. Viele Arten sind recht plastisch, z. B. die Buche und jedenfalls sehr viele andere unserer gemeinen Pflanzen. Die Fähigkeit, sich nach den Verschiedenheiten der Umgebungen zu richten, ist bei Mesophyten vielleicht sogar stärker als bei anderen Pflanzen; aber hierüber weiß man noch zu wenig. Es besteht jedoch kein Hindernis, daß einzelne xerophile Bauverhältnisse vorkommen, weil, wie der tropische Regenwald zeigt, kurz dauernde, aber starke trockne Zeiten eintreten können, welche solche notwendig machen. Es giebt wohl in Wirklichkeit kaum eine Landpflanze, die keinen Schutz gegen zu starke Transpiration hätte. Ob die Landpflanzen als Xerophyten oder als Mesophyten zu bezeichnen seien, hängt von der Stärke ihres Schutzes gegen Transpiration ab. Der Reichtum an Blattformen ist im ganzen größer als in den anderen Vereinen.

Kein mesophiler Verein ist so offen und pflanzenarm, wie gewisse xerophile und halophile Vereine, was durch die günstigen Lebensbedingungen zu erklären ist. In den niedrigsten und einfachsten Vereinen spielen Gräser und andere Kräuter die wichtigste Rolle; solche Vereine sind die Wiesen, Weiden, Krautfluren u. a.; reicher sind die Vegetationen der hohen Stauden und die mesophilen Gebüsche, wo mehrere Stockwerke der Pflanzen vorkommen; am reichsten ist der tropische Regenwald.

Die mesophilen Vereine sind vorzugsweise in den gemäßigten Gegenden heimisch, namentlich innerhalb des nördlichen Waldgebietes, wo der Regen meistens Sommer- und Herbstregen ist, also zwischen der immergrünen Nadelholzzone einerseits und der Zone der immergrünen Laubwälder anderseits, kommen aber auch in den Polarländern und den Tropen vor. Sie sind ferner, besonders in gemäßigten Gegenden, oft an K u l t u r l a n d gebunden; ihr Boden und ihr Klima passen zu den Kulturpflanzen der Menschen vortrefflich. Durch die Eingriffe der Kultur sind die ursprünglich gewiß sehr wenigen Vereine in eine Menge neuer Vereine, besonderer Kulturvereine, aufgelöst und gespalten worden, die miteinander beständig kämpfen und ebenso schwierig zu kennzeichnen wie zu benennen sind. Die K u l t u r p f l a n z e n v e r e i n e bestehen

größtenteils aus ein- oder zweijährigen Arten, sind ebenfalls mesophile Vereine, werden aber in diesem Werke nicht näher behandelt. Die natürlichen mesophilen Vereine können auf folgende Weise angeordnet werden:

A. Mesophile Gräser- und Kräutervereine. Der Ausdruck Gräser wird hier in weitem, physiognomischem Sinne gebraucht und umfasst Gramineen, Cyperaceen, Juncaceen, ferner Eriocaulaceen, Xyridaceen und ähnliche, vorzugsweise tropische Monokotylen. Hierher gehören folgende Vereinsklassen, die vielleicht in mehrere geteilt werden müssen:

Arktische und alpine Gras- und Krautmatten. 2. Kap.
Wiesen. 3. Kap.
Weiden auf Kulturland. 4. Kap.

B. Mesophytenvereine der Holzpflanzen.

Mesophytengebüsche. 5. Kap.
Laubwechselnde Wälder in gemässigten Gegenden. 6. Kap.
Immergrüne Laubwälder (7. Kap.), wozu
die **subtropischen immergrünen Laubwälder,**
die **antarktischen Wälder,**
die **tropischen Regenwälder,**
die **Palmenwälder,**
die **Bambuswälder** und
die **Farnwälder** gehören.

2. Kap. Arktische und alpine Gras- und Krautmatten.

In den Polarländern und oberhalb der Baumgrenze vieler Hochgebirge kommen ausgedehnte grüne Fluren monokotyler und dikotyler Kräuter vor: eine Vegetation, die floristisch mit den angrenzenden Felsenfluren verwandt sein kann, jedoch immer eine Menge anderer Arten enthält, weil die Lebensbedingungen günstiger sind. Zwerg- und Halbsträucher fehlen hier oder sind selten; Gräser sind meist viel zahlreicher.

Diese Vegetation tritt als eine frisch grüne, dichte und, wenn sie typisch ist, niedrige und weiche Decke auf, was durch den Ausdruck Matte bezeichnet wird. Wurzeln und Rhizome sind meist dicht verfilzt, so daß ein Rohhumusboden oder ein ähnlicher

Boden entsteht, ungefähr wie auf unseren Strandwiesen, mit denen die Vegetation die größte physiognomische Übereinstimmung hat. Rosettensprosse sind bei den Dikotylen, vermutlich im Einklange mit der geringen Höhe der Vegetation und dem reichlichen Lichtzutritte, wie in den subglacialen Vereinen allgemein; mit diesen haben die Matten auch anderes gemeinsam, z. B. die tiefen, reinen Blütenfarben und gewisse xerophile Merkmale. Die meisten Arten sind mehrjährig. Moose findet man oft in größerer oder kleinerer Menge eingemischt; aber Flechten fehlen, oder sind selten und spärlich.

Die Matten der Polarländer und der mitteleuropäischen u. a. Hochgebirge scheinen ökologisch so übereinzustimmen, daß sie nicht getrennt werden dürfen; aber vielleicht muß eine Einteilung in Grasfluren und Krautfluren stattfinden, die beide aus Kräutern bestehen, jene hauptsächlich aus Gramineen, diese besonders aus dikotylen Stauden.

Arktische Grasmatten. In vielen arktischen Matten überwiegen die Gräser die eigentlichen, monokotylen oder dikotylen Stauden. Von Kola erwähnt Brotherus üppige Grasmatten, die aus *Poa pratensis* und *Festuca rubra* bestehen, neben denen sehr viele Stauden vorkommen: Arten der Gattungen *Trollius*, *Ranunculus*, *Cochlearia*, *Geranium*, *Melandrium*, *Cerastium*, *Rubus* (*R. Chamaemorus*, *R. arcticus*), *Cornus* (*C. Suecica*), *Archangelica*, *Matricaria*, *Solidago*, *Rhinanthus* etc. Den genannten Matten ähnliche Grasmatten werden von Novaia Semlja angegeben , kommen in Grönland bei den Eskimowohnungen, auch auf Island vor. Auf dieser Insel greift die Kultur gewiß oft bedeutend ein, indem namentlich Düngen ein Faktor von großer Bedeutung wird; »auf das Gras wird des Landes Wohlfahrt gebaut« (Thoroddsen). Die gemeinsten Arten sind hier *Anthoxanthum odoratum*, *Alopecurus geniculatus*, *Deschampsia caespitosa*, *Poa trivialis*, *P. pratensis*, *Agrostis alba* etc.; Stauden sind natürlicherweise eingemischt.

Die Reisenden unterscheiden übrigens die vorzugsweise mit Gräsern bewachsenen Fluren nicht scharf von den besonders mit dikotylen Kräutern bedeckten Fluren; als »Weide« wird offenbar meist jede Flur bezeichnet, die eine frisch grüne, dichte und niedrige Decke hat und sich zum Abweiden eignet.

Krautfluren. Den arktischen Grasmatten ist wohl immer eine größere oder geringere Menge monokotyler und dikotyler Stauden beigemischt. Wo diese das Übergewicht über die Gräser erhalten, tritt eine andere Vegetation auf, die man Krautflur oder (mit Rosenvinge) Urteli d. h. Krauthalde nennen kann, weil sie meist auf Abhängen vorkommt (vgl. auch Warming, VIII, S. 37). Sie ist in den Polarländern sicherlich weit verbreiteter als die typische Grasflur; man kann sogar Vereine finden, wo sich Gräser kaum entwickeln. Solche blütenreichen, frisch grünen Fluren kommen in Grönland an geschützten Stellen allgemein vor, wo der Boden gleichmäßig feucht bleibt, und nicht nur im Tieflande, sondern bisweilen auch in recht großer Höhe. Sie sind niedrig, dicht, weich, ihre Stauden besonders rosettenblättrig. Außer mehrjährigen Kräutern sind den Gräsern oft Zwergsträucher wie *Salix herbacea*, *S. polaris* und *Cassiope hypnoides* beigemischt. Auch frisch grüne Moose (*Hypnum*, *Aulacomnium* etc.) spielen eine Rolle (Warming, V, S. 38—39). Dieselbe Vereinsform findet man auf Island, in Skandinavien und in Finnland.

Die »Oasen der Tundren« sind offenbar blütenreiche Krautfluren. Sie werden von Middendorff geschildert und für Sibirien angegeben, z. B. für die Abhänge am Taimyr-Flusse, wo sie gegen die rauhen Winde geschützt sind und wo der Boden ein schwarzer Humus ist. *Caltha palustris*, *Geum glaciale*, Arten von *Potentilla*, *Ranunculus*, *Polemonium*, *Eritrichium*, *Oxytropis*, *Pedicularis* *Saxifraga*, *Papaver (P. nudicaule)*, *Delphinium* und viele andere Stauden dieser Oasen beleben die trostlose Umgebung mit ihren zahlreichen Blüten und lebhaften Farben. Eine ähnliche Vegetation Novaia Semljas schildern v. Baer und Heuglin. Nathorsts Sluttningar (d. h. Abhänge) auf Spitzbergen und Kjellmans Blomstermark (d. h. Blumenflur) in Sibirien sind jedenfalls ökologisch nahe verwandte Vegetationen, vielleicht üppige Felsenfluren. Die »Oasen« Middendorffs scheinen von den grönländischen und anderen Krautfluren durch die höheren Stauden und durch ihren minder dichten Wuchs etwas abzuweichen, so daß man den dunkeln Boden zwischen diesen leicht sehen kann. Wie reich solche Krautvereine sein können, geht daraus hervor, daß Heuglin von Novaia Semlja Stellen erwähnt, wo etwa 50 Arten Blütenpflanzen auf einem Gebiete von wenigen Quadratellen wachsen. Stefánsson berichtet von

einer Krautflur im Vatn-Thale des nördlichen Islands, wo auf einer Quadratelle 24 Arten vorkommen.

Auf den Krautfluren können die Blätter der Kräuter bisweilen recht groß und üppig werden, z. B. bei *Alchemilla vulgaris*, Ranunkeln, Potentillen etc., nämlich wegen der großen Luftfeuchtigkeit und des geschützten, gewöhnlich sonnigen und humusreichen Bodens. Die Arten sind mehrjährig, gewisse *Gentiana*-Arten ausgenommen, und nur in der Vegetationszeit grün. Über den Sproßbau ist zu bemerken, daß die Rasenform mit bleibender primärer Wurzel oder mit senkrechtem Rhizom zu überwiegen scheint, daß aber auch wandernde Sprosse vorkommen; diese Verhältnisse sind jedoch noch zu wenig untersucht. Rosettensprosse sind sehr allgemein.

Uber arktische Matten vgl. Middendorff, v. Baer, Nathorst, Kjellman (IV), Warming (V), Rosenvinge u. a.

Die Matten der Alpen. Als Matten bezeichnet Drude eine Gesellschaft dicht verfilzter, niedriger Arten, welche kurze oder kriechende Rhizome mit breiten, oberirdisch ausdauernden Rosetten von Laubblättern haben und denen oft Gräser und Halbsträucher eingemischt sind; Gräser können sogar vorherrschen. Der Unterschied zwischen den Matten und den Wiesen ist nicht groß und muß namentlich darin gesucht werden, daß die Matten eine niedrigere Vegetation sind, so daß sie wesentlich zum Abweiden dienen. Die Matten gehen in gewisse subglaciale Vereine über, was ganz natürlich ist, da sie oft zwischen ihnen vorkommen und auf den Gebirgen deren Fortsetzung nach unten bilden, also unter günstigeren Wachstumsverhältnissen auftreten. Als typisches Beispiel kann man Kerners *Carex ferruginea*-»Formation« bezeichnen, welche Pflanzen enthält wie *Soldanella alpina*, *Gentiana acaulis*, Alpenaurikeln, Alpenanemonen, *Nigritella*, *Globularia nudicaulis*, *Phaca frigida*, *Lotus corniculatus* u. v. a. Kräuter, von Gräsern *Sesleria caerulea*, *Festuca violacea*, *F. pulchella* u. a.; auch einen und den anderen Zwergstrauch kann man finden: *Erica carnea*, *Salix reticulata*, *S. retusa*, *Dryas* etc.

Hierher scheint auch folgender Verein gerechnet werden zu können: Steblers und Schröters Leontodon-Matte oder »Milchkrautweide«; diese ist zusammengesetzt aus *Leontodon hispidus*, *autumnalis* und *Pyrenaicus*, *Crepis aurea*, *Homogyne alpina*, *Meum Mutellina*, Arten von *Potentilla*, *Geum*, *Sibbaldia*, *Plantago*, *Solda-*

nella (S. alpina), Veronica (V. alpina), Polygonum viviparum etc., außerdem aus Gräsern. In anderen Vereinen herrschen *Meum Mutellina* oder *Plantago alpina* oder *Salix herbacea* oder *Gnaphalium supinum* oder *Alchemilla pentaphylla* vor; diese fünf Arten sind für die »Schneethälchen-Rasen« kennzeichnend, deren niedrige, dichte Matten meistens Schafen und Ziegen als Weide dienen. Die Matten der Alpen haben bekanntlich einen Teil der Arten mit den Polarländern gemeinsam.

Als »Matten« werden von den Botanikern viele Vereine bezeichnet, die teilweise ein verschiedenes ökologisches Gepräge haben und wahrscheinlich zu anderen, besonderen Vereinsklassen gestellt werden müssen. Stebler und Schröter behandeln unter anderen folgende Vereine: 1) Den *Nardus stricta*-Verein, der auf magerem und trocknem Boden auftritt und oft mit Zwerggebüsch der Alpenrosen oder mit Zwergstrauchheiden abwechselt. In den Bestand sind folgende Pflanzen eingestreut: *Potentilla aurea, P. silvestris, Calluna vulgaris, Leontodon Pyrenaicus, Trifolium alpinum, Geum montanum, Arnica montana, Homogyne alpina, Lycopodium alpinum*, ferner Gräser (*Deschampsia, Anthoxanthum odoratum, Festuca rubra* u. a.), *Luzula albida* und *spicata*, Massen von Flechten (*Cladonia, Cetraria*) und außerdem *Vaccinium*-Arten. Ein ähnlicher Verein ist 2) die *Carex firma*-Vegetation, die in den Kalkgebirgen auf trockneren Stellen in 2000—2900 m Höhe den letzten zusammenhängenden Teppich dichter, niedriger Rasen mit kurzen, steifen Blättern bildet und als Begleiter der *Carex firma* folgende Arten enthält: *Elyna spicata*, die feinblättrige Rasen bildende *Festuca pumila, Carex nigra* u. a. grasartige Pflanzen und »wie in den grünen Rasen eingestreute Perlen« eine Reihe *Saxifraga*- und *Gentiana*-Arten, *Alsine verna, Campanula Scheuchzeri, Primula integrifolia* etc. Diese beiden Vereine haben offenbar ein ziemlich xerophiles Gepräge, und namentlich der erste kann wohl am richtigsten zu den xerophilen, nämlich zu den subglacialen Vereinen als Typus einer eigenen Vereinsklasse gerechnet werden.

Über die alpinen »Matten« und »Wiesen« vgl. Kerner (I), Stebler und Schröter, Günther Beck.

In unserer eigenen Natur scheint, wie schon S. 314 angedeutet wurde, die Strandwiese (S. 307) der Verein zu sein, der mit den

arktischen und den alpinen Grasmatten und Krautfluren physiognomisch am nächsten verwandt ist. Die Strandwiese ist eine dichte, niedrige, oft weiche Vegetation mit dicht verfilzten Sprossen und Wurzeln in einem Rohhumusboden, wie viele, aber durchaus nicht alle jener Matten. Als den Strandwiesen sehr ähnlich erscheinen z. B. gewisse Grasmatten der Hochalpen, die viele xerophile Merkmale haben, indem dieselben Kennzeichen auch an Salzboden gebunden auftreten: schmale, ungefähr stielrunde Blätter, schwache Dickblättrigkeit u. a.

Gewiß alle hohen Gebirge haben solche Gras- und Krautmatten an der Waldgrenze. In den Anden treten nach Brackebusch »Alpenwiesen« auf: vorzügliche Weiden, worauf sich wegen der reichlichen Niederschläge ein vortrefflicher Graswuchs einfindet und die auf einem fruchtbaren, oft von Felsenmassen durchbrochenen Boden vorkommen. Die Flora ist nach der Breite und nach der Höhe über dem Meere sehr verschieden. Außer sehr vielen Grasarten giebt es eine Menge von Stauden, einjährigen Arten (?) und kleinen Sträuchern, die sich alle durch einen prächtigen Blütenschmuck auszeichnen und zu den Familien der Ranunculaceen, Malvaceen, Cruciferen, Polygalaceen, Geraniaceen, Caryophyllaceen, Rosaceen, Passifloraceen u. a. gehören. Doch kommen auch viele niedrige Kakteen, Farne, Moose und Flechten eingestreut vor, so daß diese Vegetation den typischen Matten und Wiesen der Alpen nicht ganz entspricht. Sie steht wohl einem Teile der xerophilen Matten der Alpen ökologisch am nächsten.

3. Kap. Wiesen.

Alle im vorhergehenden behandelten, in den Polarländern und den Hochgebirgen vorkommenden Mesophytenvereine müssen wir insoweit als natürliche Vereine betrachten, als der Mensch in ihre Natur gar nicht eingegriffen hat oder ihnen doch nur in äußerst geringem Grade seinen Stempel aufzudrücken vermocht hat, meistens dadurch, daß er sie zu Weiden für Rindvieh, Schafe und Ziegen benutzte. Es giebt ganz gewiß Ländereien, die von der Natur selbst mit mesophilen Gras- und Krautvereinen bedeckt worden sind. Von welchen Faktoren ihr Auftreten abhängt, muß näher untersucht werden; doch kann man so viel sagen, daß es besonders die niedrigen

Wärmegrade, die kurze Vegetationszeit oder die unzureichenden Niederschläge sind, welche die kräftigeren Lebensformen, besonders die Bäume, daran hindern, jenen Boden zu erobern. So führt Mayr an, daß es in Nordamerika Stellen gebe, wo die relative Luftfeuchtigkeit während der Vegetationszeit so tief (unter 50 %) herabsinke, daß Wälder unmöglich seien und nur die im Bereiche des Taues liegende Vegetation bestehen könnte.

Aber in allen Ländern mit Klima von mittlerer Wärme und Feuchtigkeit, wo der Mensch, namentlich der Kulturmensch, hinreichend lange seinen Einfluß hat geltend machen können, wo Niederschläge und Luftfeuchtigkeit über das ganze Jahr gleichmäßig verteilt sind, kommen künstliche Gras- und Krautvereine vor, nämlich Wiesen und Weiden, die ihre Entstehung und ihre Zusammensetzung gänzlich dem Menschen verdanken. Die allermeisten dieser Vereine wachsen auf einem früher bewaldeten Boden; der Wald hat dem Eingriffe des Menschen weichen müssen. Überließe man diese Vereine sich selbst, so würden sie sicherlich im Laufe der Zeit in Wälder übergehen. Andere Wiesen hingegen sind, z. B. an Strömen, wo der Baumwuchs durch Überschwemmungen, Eisgang u. a. unmöglich gemacht wird, gewiß nicht Kulturprodukte*).

Im folgenden (3. und 4. Kap.) legen wir namentlich nordische Wiesen und Weiden zu Grunde, zwei Vereinsklassen, die an einen ziemlich feuchten und einen ziemlich trocknen Boden gebunden sind. Die Wiesen kommen auch in natürlicher Form vor, die Weiden jedoch ganz gewiß nicht.

Als Typus der Wiesen können zunächst die der nordeuropäischen Tiefländer genannt werden.

Die Wiesen stehen auf der Grenze zwischen den mesophilen und den hydrophilen Vereinen; einige Wiesen-Typen schließen sich diesen am nächsten an; andere gehören bestimmt zu den mesophilen Vereinen. Der Boden hat eine gewisse Feuchtigkeit (60—80 % Wasser

*) E. Krause giebt an: »Das Wort Wiese bezeichnet anscheinend ursprünglich ein von der Kultur nicht beeinflußtes, nasses Gelände«. Die gegenwärtigen Wiesen Norddeutschlands sind nach ihm »Kulturprodukte«. Graebner führt hierzu Ausnahmen an. Der Begriff »Wiese« wird übrigens in verschiedenem Umfange angewandt, in weiterem Umfange von Stebler und Schröter, welche 21 Typen der Wiesen aufstellen.

im Sättigungszustande). Sein Grundwasser liegt indessen nicht so hoch wie in den Sümpfen, hat einen Stand, der mehr als in diesen wechselt, und strömt zugleich mehr, wodurch der Boden periodisch durchlüftet wird. Dieser ist oft ein reicher, tiefer Humus, kann aber auch Sandboden sein, besonders wohl auf neuen Wiesen.

Die Wiesen sind Vereine hoher, mehrjähriger, krautartiger Pflanzen, besonders der Gräser. Die Pflanzendecke ist sehr dicht geschlossen und zusammenhängend, hat einen dichten, zähen Filz von Wurzeln und Rhizomen, und da die Pflanzen gewöhnlich hoch (fußhoch und höher sind), so sieht man den Boden nicht. Zu der Dichtigkeit der Decke trägt nicht wenig bei, daß die Wiese gemäht oder (seltener) abgeweidet wird; das Mähen greift in die Naturverhältnisse der Wiese bedeutend ein, indem es die Samenreife verhindert, die Verzweigung befördert und die floristische Zusammensetzung verändert.

Die Pflanzendecke ist im Sommer frisch grün und besteht sowohl nach den Individuen als auch oft nach den Arten größtenteils aus Gramineen: *Deschampsia*, *Avena*, *Dactylis*, *Festuca*, *Poa*, *Holcus*, *Anthoxanthum*, *Alopecurus*, *Phleum*, *Briza*, *Agrostis* etc. Oft sind 20—30 Arten auf derselben Wiese ziemlich gleichmäßig gemischt. Ferner wird die Pflanzendecke von vielen monokotylen und dikotylen Stauden gebildet (Ranunculaceen, Papilionaceen, Compositen etc.); aber Bäume, Sträucher und einjährige Arten sind fast ausgeschlossen. Die Wiesen zeichnen sich durch ihren Blütenreichtum aus, weshalb ein reiches Insektenleben an sie gebunden ist, weiterhin durch ihre frisch grüne Farbe, wodurch sie zu den ebenfalls grünen und sehr ähnlichen, aber blütenarmen Wiesenmooren einen Gegensatz bilden. Zwischen den Kräutern findet man, an ihrem Grunde, besonders wenn sie niedriger sind, oft viele Moose: *Hypnum*, *Aulacomnium*, *Mnium*, *Bryum* etc.

Die Ruhezeit der Vegetation wird nur durch Frost herbeigeführt; aber die Wiese steht, obgleich im Winter gelbgrau und verwelkt, doch einer immergrünen Vegetation ökologisch sehr nahe, weil unter den alten Blättern frisch grüne vorkommen und weil viele welke Blätter bei mildem Wetter wieder grün werden. Das Wachstum der Gräser beginnt erst bei 9—10° C.

Die Anpassung der Vegetation zeigt sich in folgendem.

1. Die Arten sind überwiegend mehrjährig; für einmal

blühende ist offenbar nicht Licht und Platz genug vorhanden (von den halbparasitischen Rhinantheen muß, wie bei anderen Pflanzenvereinen, abgesehen werden); von einjährigen kommt *Linum catharticum* vor, von zweijährigen z. B. *Cirsium palustre.*

2. Einige Arten haben vorzugsweise kriechende Rhizome und sind auf diese Weise ausgeprägt teppichbildend (von Gräsern *Poa pratensis*, *Festuca rubra*, *Agrostis vulgaris* und *alba*, ferner einige *Carices* etc. Stauden mit kriechenden Rhizomen sind *Lathyrus pratensis*, *Valeriana dioica*, *Epilobium palustre*, *Mentha*, *Lycopus*, *Equisetum palustre* etc.).

Die meisten Gräser sind jedoch rasenbildend, z. B. *Deschampsia caespitosa*, *Avena pubescens*, *Dactylis glomerata*, *Alopecurus pratensis*, *Anthoxanthum*, *Festuca elatior*, *Poa trivialis*, *Briza media*, *Holcus lanatus* u. a.; auch die meisten Stauden haben nur eine schwache oder gar keine vegetative Wanderungsfähigkeit (*Myosotis palustris*, *Rumex Acetosa*, *Succisa pratensis*, *Geranium pratense*, *Polygonum viviparum*, *Lychnis Flos cuculi*, *Parnassia*, Arten von *Ranunculus*, *Caltha*, *Trollius*, *Primula* u. a. Der Grund hierfür ist wahrscheinlich der Widerstand, den die zahlreichen, zähen und verflochtenen Graswurzeln und Grasrhizome für Arten mit wandernden Sprossen bilden. Zwiebel- und Knollenpflanzen sind seltener (*Orchis*; *Colchicum* in Mittel- und Südeuropa).

3. Die Blätter sind dünn, flach, breit, biegsam und kahl, haben weder eine dicke Epidermis noch einen anderen besonderen Verdunstungsschutz. Die Grasblätter führen auf beiden Seiten Spaltöffnungen und können sich nicht einrollen. Mechanisches Gewebe ist schwach oder gar nicht entwickelt.

Die Flora ist auf den verschiedenen Wiesen natürlicherweise sehr ungleichartig, namentlich im Einklange mit den Unterschieden in der Feuchtigkeit des Bodens und je nach den Florengebieten, ferner nach dem Eingriffe der Kultur (Weiden, Mähen, Grabenziehen, Bewässerung). So führt Weber (I) mehrere »Subformationen« der natürlichen Wiesen an, wovon folgende zu den mesophilen Wiesen gerechnet werden müssen: Im Graslande der hohen Geest die »Subformation« der *Poa pratensis* (etwa 2—3 m über dem mittleren Grundwasserstande), die der *Poa trivialis* (1—1,5 m über diesem Stande), die der *Deschampsia caespitosa* (im Juni und Juli 0,4—0,7 m über dem Wasser der Gräben). Die »Subformationen« der *Carex*

panicea, der *C. acuta* und der *Molinia caerulea* hingegen dürften eher zu den Wiesenmooren gehören oder den Übergang von diesen zu den Wiesen bilden. Aus dem Übergangsgebiete von der Geest zur Marsch ist die »Subformation« der *Festuca elatior,* und aus dem Graslande der eingedeichten, eigentlichen Marsch sind die »Subformationen« der *Agrostis alba*, der *Poa pratensis* und des *Lolium perenne* zu mesophilen Wiesen oder Weiden zu rechnen. Wiesen wie unsere nordischen findet man noch in den Ebenen Südeuropas; in den Tropen fehlen sie jedoch gewiß ganz, ausgenommen auf den Gebirgen.

In Gebirgsgegenden treten echte Wiesen an vielen Stellen auf; z. B. in Norwegen und in der Schweiz. Günther Becks »Thalwiesen« sind solche; sie werden meist zweimal gemäht und enthalten 12 Gräserarten und viele andere Kräuter. Es giebt allein in der Schweiz eine Menge verschiedener Wiesenbestände (Stebler und Schröter).

Ostasiens Wiesen zeichnen sich durch die größere Höhe der Gräser aus; auch die dikotylen Kräuter werden viel höher, stellenweise mehrere Fuß hoch. Das Gepräge der Wiesen geht hierdurch verloren: es entstehen Hochstaudenvereine, von denen Asien in mehreren Gegenden Beispiele aufweist und die Kittlitz abgebildet hat, gemischte Bestände stattlicher, hoher Stauden, namentlich riesiger *Heracleum*-Arten, welche sich über einen üppigen Wiesenboden erheben, und ferner die »Parklandschaften« Ostasiens, deren Grasfluren Bäume und Sträucher in sich aufgenommen haben und dadurch an die Savannen erinnern (vgl. Grisebach, I). Über diese verschiedenen Vereine liegen noch so wenige und unvollständige Mitteilungen vor, daß es unmöglich ist, ihnen ihren rechten Platz anzuweisen. Dasselbe gilt von dem »Graslande der Creeks« in Usambara, welches Engler behandelt: »In geringer Höhe über dem Meere dehnen sich oft stundenlang landeinwärts große Sandfelder oder auch steinige Terrains aus, welche zur Regenzeit größtenteils unter Wasser stehen«. Hier wachsen Cyperaceen, Eriocaulaceen, *Ipomoea pes caprae* etc.

4. Kap. Weiden auf Kulturland.

Von der Wiese zur Weide ist kein großer Sprung. Der Unterschied beruht besonders auf der Feuchtigkeit des Bodens. Die

Weiden sind höher gelegen und trockner; sie werden keiner größeren Feuchtigkeit ausgesetzt, als der, welche die allgemeinen Niederschläge ihnen bringen. Die Vegetation der Weiden ist niedriger und offener als die der Wiesen; sie können oft nicht gemäht, sondern nur abgeweidet werden.

Die Weiden sind in den nordeuropäischen Ebenen und in anderen Gegenden, die ursprünglich bewaldet waren, gewiß ohne Ausnahme Kunstprodukte, die, falls die Menschen untergingen, verschwänden, und dann vom Walde ersetzt würden, wie auch ihr Boden ursprünglich vom Walde erobert worden ist. Die Weiden bestehen gewiß meistens hauptsächlich aus Gräsern; es sind über große Teile Europas dieselben Arten: *Festuca rubra*, *Lolium perenne*, *Anthoxanthum*, *Poa pratensis*, *Agrostis vulgaris*, *Bromus*-Arten, *Agropyrum repens*, *Holcus mollis* u. a. (selbst auf den pascoli Italiens findet man viele dieser Arten); aber auch dikotyle Kräuter wie *Taraxacum*, *Leontodon*, *Bellis*, *Chrysanthemum Leucanthemum*, *Achillea Millefolium*, *Campanula rotundifolia*, Arten von *Plantago*, *Ranunculus*, *Cerastium*, *Trifolium*, *Daucus*, *Pimpinella*, *Carum* etc. spielen eine wesentliche Rolle. Viele Moose (*Hypnum*) können beigemischt sein.

Die floristische Zusammensetzung hat hier ein geringeres Interesse, weil die Weiden durch die Kultur, nach dem Gebrauche, den der Landwirt von ihnen macht, umgebildet und verändert werden. Jedoch sei bemerkt, daß man von den Weiden mehrere Erfahrungen darüber hat, eine wie eingreifende Bedeutung das Wasser hat und wie empfindlich die Pflanzen sind. Schon S. 48 wurde nach Feilberg erwähnt, wie sich die Vegetation auf den Ebenen bei Skagen in Jütland mit dem Grundwasserstande verändert; nach demselben ausgezeichneten Beobachter besteht ein Unterschied zwischen dem Gräserwuchs in Jütland und auf Seeland, der dem Umstande zuzuschreiben ist, daß in Jütland im Frühjahre etwas mehr Niederschläge fallen, als auf Seeland. Ferner zeigen die auf S. 321 angeführten Beobachtungen Webers, wie die Vegetation von dem Abstande vom Grundwasser abhängt.

Die isländischen, durch die Kultur verhältnismäßig weniger beeinflußten Weiden haben Feilberg und Stefánsson behandelt. Ihre wichtigsten Gräser sind *Festuca rubra*, *Poa alpina*, *P. pratensis* und

Deschampsia caespitosa; auf gedüngten Stellen und an Quellen treten viele andere auf.

Weiden findet man auch in den Tropen; sie sind hier gewiß immer Kulturprodukte. In Brasilien kommen auf altem Waldboden sehr oft Weiden vor, die einen äußerst dichten Bestand der klebrigen *Melinis minutiflora* (*Tristegis glutinosa*, »Capim gordura«) aufweisen. Einige wenige andere Pflanzen, darunter auch strauchartige, können eingestreut auftreten; aber jenes Gras herrscht vor und verleiht der Landschaft zur Blütezeit eine rotbraune Farbe.

In Westindien kommen ebenfalls Weiden vor, die teils aus wilden Arten, teils aus eingeführten *Panicum*- und *Paspalum*-Arten, ferner aus *Arrhenatherum Domingense*, *Pennisetum setosum*, *Sporobolus* u. a. bestehen; den Gramineen sind einige Cyperaceen beigemischt, z. B. Arten von *Kyllinga* und *Fimbristylis*. Zwischen dem Grase wachsen *Cassia*-Arten, *Sida*-Arten, *Cipura* und andere Kräuter und kleine Sträucher. Die Sträucher würden die krautartige Vegetation bald verdrängen, wenn man sie nicht regelmäßig abschnitte. Diese Weiden findet man auf altem Waldboden; sie waren auf den Inseln ursprünglich nicht vorhanden.

Die Sandwichinseln weisen ungewöhnlich ausgedehnte Grasfluren auf, die nach Hillebrand von *Paspalum, Panicum* und außerdem besonders von dem vor wenigen Jahrzehnten eingeführten *Cynodon Dactylon* gebildet werden; sie sind also jedenfalls vom Menschen bedeutend verändert worden und verdanken ihr Dasein wohl ganz der Kultur. Sie werden als »dichte Matten« beschrieben.

In Australien scheinen von der jungfräulichen, unberührten Natur gebildete Grasfluren vorzukommen, die teils aus Gräsern wie *Poa, Glyceria*, *Briza*, *Festuca* und *Panicum*, teils aus Liliaceen u. a. zusammengesetzt sind. Besonders häufig ist das Känguruh-Gras (*Anthistiria ciliata* und *imberbis*), das im Blattbau an unsere Wiesengräser erinnert. Jedoch zeigen diese Grasfluren teilweise die Beschaffenheit der Steppen.

5. Kap. Mesophile Gebüsche.

Auf S. 272 wurde unter der Xerophytenvegetation von in dem hohen Norden und auf Hochgebirgen vorkommenden Gebüschen ge-

sagt, daß sie gewiß am richtigsten zu den mesophilen Gebüschen zu stellen seien, obgleich ihr Verdunstungsschutz recht stark entwickelt ist.

In Grönland und anderen arktischen Gegenden sind es besonders Weidengebüsche (Warming, V); man findet sie im Grunde der Thäler an geschützten, sonnigen Stellen, besonders wo fließendes oder von den Felsen herabsickerndes Wasser eine gleichmäßige Feuchtigkeit schafft, wo sich Humus angesammelt hat und Regenwürmer ihn bewohnen. Es ist besonders *Salix glauca*, die in Südgrönland ausgedehnte, oft fast undurchdringliche Gebüsche von einigen m Höhe bildet, jedoch weiter nördlich kaum 1 m Höhe erreicht und mehr oder weniger niederliegende Zweige bildet. Unter den Weiden gedeihen große und breitblättrige, frisch grüne, mehrjährige Kräuter wie *Archangelica officinalis*, *Oxyria*, *Taraxacum officinale*, *Alchemilla vulgaris*, *Potentilla*-Arten, *Chamaenerium angustifolium*, *Arabis alpina*, ferner *Poa alpina* und andere breitblättrige, grasartige Pflanzen, Farne und große, lockere Moose (*Hylocomium*, *Hypnum*, *Dicranum* etc.).

Auf den Gebirgen Norwegens tritt eine Weidenregion auf, die von der grönländischen dadurch abweicht, daß viele verschiedene Weidenarten (*Salix Lapponum*, *lanata*, *Arbuscula*, *glauca*, *phylicifolia*, *nigricans* u. a.) die Gebüsche bilden und daß eine noch reichere Kräuterflora auf ihrem Boden gedeiht. Sie bilden den Übergang zu den xerophilen Gebüschen (S. 271). Bonnier und Flahault nennen sie »Weiden-Prärieen« und heben diese ausgedehnten Weidengebüsche als einen Unterschied gegen die Alpen hervor, wo die meisten jener Weidenarten zwar auch vorkommen, aber weniger vorherrschen. Dieselben Gebüsche findet man in Lappland und Sibirien. Weidengebüsche sind überhaupt in dem gemäßigten Europa allgemeine Begleiter von Flußufern außerhalb der Sumpfgebiete; selbst auf den flachen Inseln des Amazonenstromes kommen sie vor (Grisebach, III, S. 388). Andere Gebüsche werden oberhalb der Waldgrenze von Birken oder von Birken und Weiden gebildet, die von Erle, anderen Sträuchern und von hohen Stauden begleitet sind, z. B. von *Aconitum*, *Ranunculus*, *Digitalis*, *Geranium silvaticum*, *Vicia*, *Lathyrus*, in dem Inneren Lapplands von *Veratrum*,

Senecio nemorensis u. a. Diese Birkengebüsche gehen natürlicherweise hier und da in Birkenwälder über.

Von alpinen Mesophytengebüschen können die Grünerlengebüsche genannt werden. *Alnus viridis* bildet in den Alpen in 1400—2000 m Höhe auf überrieselten Stellen dichte Gebüsche mit einer Grundvegetation hoch wachsender Stauden.

Die Tiefländer gemäßigter Gegenden sind an den Weidengebüschen ähnlichen Gebüschen reich. Immergrüne *Ilex*-Gebüsche treten an den Küsten des Skagerak auf.

Mesophile und xerophile Gebüsche gehen natürlicherweise ineinander über. Als eine solche Mittelform kann man gewiß die von Günther Beck behandelten Gebüsche von *Prunus spinosa*, *Crataegus*, *Rosa*, *Cornus*, *Berberis*, Brombeere, Himbeere u. a. betrachten, die sich im Frühjahre meist mit einem schneeweißen Blütenschmucke bekleiden und im Herbste glänzende Beeren oder Steinfrüchte tragen. Unzählige Stauden bedecken den Grund der Gebüsche; was im Hochwalde Licht braucht, sammelt sich in solchen lichtreichen Gebüschen. Auf vielen Stellen treten diese gebüschbildenden Arten als Unterholz unter Lichtbäumen wie *Fraxinus*, *Populus tremula* und *Prunus Padus* auf.

Hieran schliessen sich offenbar die auf den Geröllhalden (Urer) des südlichen Norwegens auftretenden Gebüsche oder niedrigen, lichten Wälder von *Corylus*, *Ulmus*, *Tilia*, *Fraxinus*, *Acer*, *Sorbus*, *Quercus*, *Rosa*, *Crataegus* u. a., die von Blytt behandelt wurden und in deren Schutz sich eine reiche Flora südlicher Pflanzenformen ansiedelt: stark duftende Labiaten, Geranien, *Hypericum*, *Dentaria bulbifera*, *Lathyrus silvester*, *L.* (*Orobus*) *vernus* und *niger*, verschiedene Gräser etc. Geröllhalden (norwegisch Ur, isländisch Urd; vgl. Stefánsson, auch S. 229) nennt man einen von herabgestürztem, losem Gestein gebildeten Boden. Wenn ein solcher oft sehr reich an Arten ist und kräftig entwickelte Pflanzen trägt, so wird dieses darauf beruhen, daß der Wind anorganische Teile und Humus zwischen den Steinen anhäuft, daß sich unter diesen Feuchtigkeit sammelt und diese sehr schwer verdunstet, daß der Gesteinsboden leicht durchwärmt wird, und daß solche Halden fast immer auf ge-

neigten Stellen am Fuße der Felsenwände vorkommen, wo sie, wenn die Neigungsrichtung der Abhänge nicht allzu ungünstig ist, leicht erwärmt werden.

Gebüsche der Mesophyten verdanken gewiß verschiedenen Ursachen ihr Dasein. Die vorhin aus den Polarländern und den Hochgebirgen erwähnten treten an Stellen auf, wo die Wachstumsbedingungen (Wärmeverhältnisse) für die Wälder ungünstig, aber für die Gras- und Krautmatten zu gut sind. Andere Gebüsche sind Kulturprodukte, indem sie Reste der durch Menschenhand gefällten Wälder darstellen und nun fortdauernd durch ungünstige Verhältnisse niedergehalten werden, die direkt oder indirekt durch den Eingriff des Menschen hervorgerufen worden sind; Beispiele hierfür sind Eichengebüsche in Jütland (Vaupell, III), auf der Balkanhalbinsel (Grisebach) und die von Focke (Abh. naturw. Ver. Bremen. Bd. XIII, S. 261) erwähnten Weißbuchengestrüppe auf der Geest der deutschen Nordseeküste.

6. Kap. Die laubwechselnden Mesophytenwälder.

Unter laubwechselnden Wäldern versteht man solche, deren Bäume eine kürzere oder längere Zeit des Jahres blattlos stehen und also nur einige (meist 5—8) Monate belaubt sind*). Dieses Verhältnis steht in enger Verbindung mit dem Klima und kommt am häufigsten in den gemäßigten und den kalten Gegenden mit einem Winter vor, überdies auch innerhalb der Tropen auf trocknem Boden. Die tropischen Wälder sind teilweise schon unter den xerophilen behandelt worden; ihre alten Blätter sind oft steif oder behaart. Im Gegensatze hierzu sind die Blätter in den mesophilen laubwechselnden Wäldern dünn und biegsam, durchscheinend, haben eine schwache Epidermis, sind dorsiventral gebaut und verhalten sich gegen äußere Einflüsse oft plastisch (z. B. bei *Fagus*). Sie stellen sich senkrecht zu der Richtung der stärksten diffusen Beleuchtung. Ihre Formen sind recht mannigfaltig. Es kommen ungeteilte, geteilte

*) Die Esche kann sich in Dänemark damit begnügen, 4 Monate lang belaubt zu sein. Die Buche soll auf Madeira 8 Monate (etwa 250 Tage) Laub tragen. Gewisse Wälder innerhalb der Wendekreise sind offenbar noch länger belaubt.

und zusammengesetzte Blätter vor; aber sie sind doch nicht so stark und in so viele kleine Blättchen geteilt, wie es bei Arten des tropischen Regenwaldes oft vorkommt.

Es giebt also eine Zeit der Belaubung und eine des Laubfalles. In jener Zeit sieht man nur die jungen, gewöhnlich frisch grünen Sprosse; jedoch können besonders in den Tropen, seltener bei uns (z. B. bei *Quercus* und *Acer*-Arten), auch rötliche Farben vorkommen, die durch Anthocyan verursacht werden. Das Laub wird im Laufe des Sommers allmählich dunkler grün; vor dem Laubfalle treten gelbliche und rötliche Farben auf, indem teils das Chlorophyll entfärbt wird (bei den gelblichen Blättern), teils Anthocyan auftritt (bei den rötlichen Blättern, die bei nordamerikanischen Bäumen besonders prächtig gefärbt sind).

Der Laubfall steht gewöhnlich in Verbindung mit dem Eintritte der kalten Zeit des Jahres; dieselbe Art kann ihre Vegetationszeit ganz nach den klimatischen Verhältnissen verlängern oder verkürzen. Wahrscheinlich muß der tiefere Grund in der mit der Kälte (dem kalten Boden) einhergehenden Austrocknung gesucht werden; die Ursachen des Laubfalles sind gewiß dieselben, sowohl wo Kälte als auch wo Hitze und Trockenheit sie hervorrufen.

Während der Ruhezeit sind die jüngsten Sproßteile gegen zu starke Transpiration durch Knospenschuppen, die älteren Stammteile durch Kork geschützt. Vorratsnahrung ist notwendig und wird im Parenchym der Stämme und der Wurzeln abgelagert.

Die mesophilen laubwechselnden Bäume haben oft eine reiche Verzweigung mit vielen kleinen Zweigen; fast alle Knospen werden, die unten auf dem Jahressprosse sitzenden ausgenommen, zu Zweigen entwickelt, worin die Beleuchtungsverhältnisse jedoch Störungen hervorrufen können. Dadurch entsteht ein zusammenhängenderes Laubdach, als man es bei tropischen Bäumen gewöhnlich findet.

Die laubwechselnden Bäume haben keine so günstigen Vegetationsbedingungen wie die immergrünen, da ein großer Teil ihres Lebens in Unthätigkeit vergeht; sie erreichen auch selten die riesigen Größen der immergrünen Bäume des tropischen Regenwaldes.

Die Familien, die in den mesophilen Wäldern der gemäßigten Länder eine Rolle spielen, sind besonders die Familien der Kätzchenträger, ferner die Gattungen *Fraxinus*, *Acer*, *Tilia* und *Ulmus*, denen sich in wärmeren Gegenden allmählich viele andere anschließen.

In den nordamerikanischen und den ostasiatischen Wäldern kommen viele andere Gattungen vor (S. 335).

In den nordeuropäischen Laubwäldern, die wir hier hauptsächlich zu Grunde legen, sind die Bäume meistens Windbestäuber und blühen gewöhnlich sehr früh, vor oder während der Belaubung; die Blüten überwintern in den Knospen oder nackt. Von den südlichen Formen blühen mehrere bei uns erst im Sommer und sind Insektenbestäuber; Beispiele hierfür sind die Linden.

In den Laubwäldern giebt es mindestens ein, oft mehrere Vegetationsstockwerke unter dem Hochwalde. Die Menge und die Beschaffenheit der Pflanzen, die sich bestimmten Bäumen anschließen, ist nach dem Schatten, den diese geben, verschieden, was im folgenden näher behandelt wird.

Die Kräuter des Waldbodens sind meist hoch und gestrecktgliedrig (keine Rosettenpflanzen). Die Blätter der Pflanzen des Unterholzes und des Waldbodens sind denen des Hochwaldes ähnlich, aber noch dünner und noch weniger xerophil gebaut; einige sind ausgeprägte Schattenblätter, die sich im Bau den Blättern der Hydrophyten nähern. Dieses wird zunächst durch den Schatten und die feuchtere Luft verursacht, aber wohl auch durch den feuchten Humusboden (S. 67 ff.). Die Blätter sind demgemäß durchgehends groß, breit, flach, dünn, matt und kahl, z. B. bei *Oxalis Acetosella*, *Anemone nemorosa*, *Impatiens noli tangere*, *Lactuca muralis*, Arten von *Corydalis*, *Circaea*, *Paris*, *Adoxa*, *Mercurialis*, *Convallaria* etc. Die Waldgräser haben breite, biegsame, meist bogenförmige Blätter ohne Einrollungsvorrichtung, und tragen die Spaltöffnungen ungeschützt auf beiden Seiten oder besonders auf der Oberseite (*Brachypodium silvaticum*, *Bromus erectus*, *Poa nemoralis*, *Melica uniflora* und *nutans*, *Milium effusum*, *Festuca gigantea* u. a.).

Viele Pflanzen in feuchten und schattigen Wäldern sind nach Wiesner ombrophob (»regenscheu«), d. h. ihre Blätter lassen sich nicht benetzen; aber einige, wie *Sanicula Europaea*, sind ombrophil.

Von Epiphyten giebt es wesentlich nur Moose und Flechten, aber keine Blütenpflanzen, und von Lianen kommen sehr wenige vor: *Lonicera Periclymenum*, *Hedera*, *Humulus*, *Clematis*.

Der Waldboden trägt viele Saprophyten, im Herbste feuchter Jahre besonders Pilze. Unter den Blütenpflanzen giebt es wenige Holosaprophyten (*Monotropa*, *Neottia*, *Epipogon*, *Coralliorrhiza*),

aber wahrscheinlich viele Hemisaprophyten, z. B. Orchidaceen und *Pirola*-Arten. Mykorrhizen findet man bei vielen Baumarten und bei Saprophyten.

Beispiele für Laubwälder (Bestände) gemäßigter Länder sind Buchenwälder, Eichenwälder und Birkenwälder.

Die Buchenwälder können als erstes Beispiel dieser Bestände angeführt werden. Sie sind in Dänemark, in dem westlichen Deutschland etc. auf Humusboden am schönsten entwickelt. Die Buche (*Fagus silvatica*) ist ein ausgeprägter Schattenbaum, dessen hoher, schlanker, glatter und hellgrauer Stamm eine Krone trägt, welche durch ihre zweizeilige Blattstellung, ihre vielen Kurztriebe, ihr Blattmosaik und die Fähigkeit der Blätter, selbst in schwachem Lichte zu assimilieren, dicht und schattig wird. Nur ein sehr gedämpftes Licht erreicht den Waldboden, weshalb dieser kein Unterholz aufweist und in vielen Wäldern sogar äußerst pflanzenarm ist, wozu auch die dichte Decke des herabgefallenen Laubes beiträgt.

Die Art des Bodens ist übrigens sehr verschieden, und die Bodenvegetation hiermit in Übereinstimmung; die Hauptunterschiede liegen darin, ob der Boden Humus oder Rohhumus ist (vgl. P. E. Müller, III, IV; auch Höck, IV).

Der humusreiche Buchenwaldboden ist krümelig und porös, von Regenwürmern und anderen kleinen Tieren durchwühlt und durchlüftet. Das Volumen seiner Poren beträgt an der Oberfläche 50—60 %, seine Teile verschieben sich leicht. Im Hochsommer wird er oft fast nur von dem braunen, welken Buchenlaube bedeckt, das samt den herabgefallenen Zweigen, Cupulae etc. eine dichte Decke bildet, welche gegen die zersetzte Unterlage scharf begrenzt ist. Nur hier und da, wo mehr Licht hinabdringt, findet man einige Blütenpflanzen wie *Asperula odorata*, *Oxalis Acetosella*, *Anemone nemorosa*, *ranunculoides* und *Hepatica*, *Viola silvatica*, *Mercurialis perennis*, *Melica uniflora*, *Milium effusum*, *Stellaria nemorum*, *Corydalis*-Arten, *Hedera Helix* u. a. Moose sind fast nicht vertreten; solche, die bisweilen vorkommen, bilden auf dem Boden einen sehr niedrigen Überzug (z. B. *Bryum argenteum*).

Die Vegetation des Buchenwaldbodens ist dadurch ausgezeichnet, daß sie eine Frühjahrsvegetation mit sehr kurzer Vegetationszeit ist; sie muß das Licht benutzen, bevor sich der Hoch-

wald belaubt, oder während er noch ganz junges Laub trägt. Blühen, Assimilieren und Fruchtreifen finden eilig statt, und im Hochsommer sind von mehreren Arten nur wenige Spuren über dem Boden zurückgeblieben. So verhalten sich solche unserer Pflanzen, die den Buchenwaldboden am meisten kennzeichnen: Arten von *Anemone*, *Corydalis*, *Gagea*, teilweise auch *Primula* etc.

Andere Pflanzen bleiben längere Zeit grün: *Mercurialis perennis*, *Oxalis Acetosella*, *Stellaria Holostea* und *nemorum*, *Pulmonaria officinalis*, *Luzula pilosa*, *Carex digitata*, *C. remota* und die Gräser (*Milium*, *Melica uniflora*, *Dactylis*, *Poa nemoralis* u. a.).

Einigen früh blühenden Arten ist es eigentümlich, daß der Keim bei dem Abfallen der Samen äußerst wenig entwickelt ist; bisweilen ist er sogar nur einzellig (bei *Ficaria* und *Corydalis cava*, denen *Eranthis hiemalis* angeschlossen werden kann). Auch dieses steht vermutlich damit in Verbindung, daß diese Frühjahrspflanzen eine kurze Vegetationszeit haben; die Samen erhalten von der Mutterpflanze Nährgewebe mit, aber die sonst auf der Mutterpflanze vor sich gehende Entwicklung findet erst als eine Nachreife des frei gewordenen Samens statt.

Im Einklange mit der kurzen Vegetationszeit und dem frühen Blühen steht ferner, daß fast alle Arten mehrjährige Kräuter sind (einjährig sind *Impatiens noli tangere*, *Cardamine impatiens* u. a.).

Ferner begünstigt die lose Beschaffenheit des Bodens die Entwicklung wagerecht wandernder Sprosse. Daher findet man viele Arten mit solchen, z. B. *Phegopteris Dryopteris*, *Anemone nemorosa*, *A. ranunculoides*, *Asperula odorata*, *Mercurialis perennis*, *Dentaria bulbifera*, *Stellaria nemorum*, *St. Holostea*, *Oxalis Acetosella*, *Adoxa*, *Stachys silvatica*, *Circaea*-Arten, *Paris*, *Convallaria maialis*, *Polygonatum*-Arten, *Cephalanthera*, *Epipactis*, *Listera ovata*, *Melica uniflora* etc., von Saprophyten *Neottia*, *Coralliorrhiza*, *Epipogon*, *Limodorum* und *Monotropa* (diese hat knospenbildende Wurzeln). Oberirdisch wandern *Glechoma hederacea*, *Lysimachia nemorum*, *Galeobdolon luteum* und *Lycopodium annotinum*. Knollen haben *Corydalis*-Arten, *Arum maculatum*, *Cyclamen* (z. B. in den Buchenwäldern der Alpen), *Phyteuma spicatum*, *Orchis*-Arten u. a. Ophrydeen; Zwiebeln haben *Gagea*, *Allium ursinum*, und in südlicheren Wäldern *Lilium Martagon*, *Galanthus*, *Scilla bifolia*. An den Standort gebunden sind z. B. *Campanula Trachelium*, *Epilobium montanum*,

Sanicula Europaea, *Hieracium murorum*, *Pulmonaria officinalis*, *Primula*-Arten, *Actaea spicata*, *Brachypodium silvaticum*, *Festuca gigantea*, *Dactylis* u. a. Gräser, *Luzula pilosa*, *Aspidium Filix mas* und *spinulosum*, *Athyrium Filix femina*. Flechten kommen nicht vor.

Der Buchenwald auf Rohhumusboden hat eine ganz andere Bodendecke (Siebenstern-Vegetation P. E. Müllers). Auf dem festen, von Wurzeln und Pilzmycelien durchwebten Boden, dessen Porenvolumen verringert worden ist, der nicht von Regenwürmern durchwühlt und nicht durchlüftet wird, der deshalb Humussäuren bildet (S. 70), der von der Sonne ausgetrocknet wird und von dem die Laubdecke oft bald fortgeweht wird, gedeiht meist eine dichte Vegetation der *Deschampsia flexuosa*, eines fadenblättrigen und xerophil gebauten Grases, das weiche, dichte Rasen bildet, ferner der Siebenstern (*Trientalis Europaea*), *Maianthemum bifolium*, der Halbparasit *Melampyrum pratense* (die beiden letzten Arten kommen auch auf Humus vor) und eine sehr reiche Moosvegetation. Die dichten und weichen Moosteppiche bestehen aus *Polytrichum* (*P. formosum*), *Hypnum Schreberi*, *cupressiforme*, *purum* u. a. Arten, *Hylocomium triquetrum*, *splendens* u. a. Arten, *Dicranum scoparium*, *Leucobryum vulgare*; selbst *Sphagna* können sich auf dem oft nassen, etwas versumpften Boden einfinden. *Calluna* und *Vaccinium Myrtillus* finden sich auch oft ein, und dann nähert sich der Boden dem der *Calluna*-Heide. Ist dieser der Weg gebahnt, und kann die natürliche Verjüngung der Buche nicht länger vor sich gehen, so verschwindet der Buchenwald schließlich an vielen Stellen und macht der *Calluna*-Heide Platz.

Die Nordgrenze der Buchenwälder geht von Süd-Norwegen durch Ostpreußen bis zum Kaukasus; natürlicherweise sind die Begleitpflanzen der Buche je nach den Orten sehr verschieden.

Die Eichenwälder sind andere hierher gehörige Bestände. Die Eiche (*Quercus pedunculata* und *sessiliflora*) ist ein Baum von mittlerem Lichtbedürfnis, mit $^2/_5$-Blattstellung und ziemlich unregelmäßiger Verzweigung. Ihre gekrümmten Zweige bilden eine Krone, die nicht so dicht und schattig ist wie die der Buche. In Dänemark wird die Eiche bekanntlich von der Buche verdrängt, unter anderem deshalb, weil diese ein Schattenbaum ist, dessen Belaubung einige Wochen vor die der Eiche fällt. Nur an den feuchten Stellen, z. B. auf dem niedrigen Thonboden von Laaland und auf dem mageren

Sandboden von Westjütland kann sie den Wettbewerb der Buche aushalten.

Der Hochwald ist sehr gemischt, gerade weil das Lichtbedürfnis der Eiche ein mittleres ist. In deutschen und österreichischen Wäldern sind *Tilia*, *Acer*, *Populus tremula*, *Ulmus*, *Fraxinus*, *Carpinus* u. a. in Eichenwälder eingemischt; in Frankreich bilden *Fagus* und *Castanea* oft Nebenbestandteile der Eichenwälder.

Im Gegensatze zur Buche hat die Eiche ein reiches Unterholz und steht oft in einem dichten Gebüsche von *Corylus*, *Crataegus*, *Acer campestre*, *Prunus spinosa*, *Carpinus*, *Rhamnus Frangula*, *Euonymus Europaea*, *Salix*, *Viburnum Opulus*, *Rubus Idaeus*, *Lonicera Xylosteum* u. a.; diese Straucharten wechseln nach den Verhältnissen des Standortes. In gewissen Fällen können sich *Juniperus*, *Pteridium* und sogar *Calluna* einfinden, namentlich wo der Wald auf magerem Sandboden steht. In österreichischen Wäldern kommen außerdem *Viburnum Lantana*, *Ligustrum vulgare*, *Staphylea pinnata*, *Daphne Mezereum* etc. vor.

Der Waldboden des Eichenwaldes kann ein guter, schwarzer oder graubrauner, krümeliger, mürber und von Regenwürmern bewohnter Humus sein; unter und zwischen den Sträuchern des Gebüsches gedeihen dann eine Menge Gräser und Kräuter, ohne indessen eine zusammenhängende Decke zu bilden: Arten von *Anemone* und *Viola*, *Vicia Cracca*, *Lathyrus macrorrhizus*, *Hypericum perforatum*, *H. quadrangulum*, *Potentilla silvestris*, *Campanula rotundifolia*, *Achillea Millefolium* etc. Außerdem spielt *Pteridium aquilinum* eine hervorragende Rolle. Die meisten Waldbodenpflanzen blühen im Frühjahre. Der Boden kann auch ein Rohhumusboden sein; aber der Rohhumus der Eichenwälder ist von dem der Buchenwälder sehr verschieden (P. E. Müller).

Die Birkenwälder. Die Birke (*Betula odorata* und *B. verrucosa*) ist ein ausgeprägter Lichtbaum, was schon ihre offene Krone zeigt, und kann auf sehr verschiedenem Boden wachsen: in Felsenspalten, auf trocknem Grus- oder Sandboden, feuchtem Humus, sogar auf nassem Moorboden. Die Bodenflora der Birkenwälder kann nach der Beschaffenheit des Bodens sehr wechseln und ist oft sehr reich, weil viel Licht zu ihr hinabgelangt; Gras kann den Boden in einer zusammenhängenden Decke überziehen. In anderen Fällen

ist die Flora eine Art Heide mit einer dichten Vegetation von *Cladonia rangiferina*, *Polytrichum juniperinum* u. a. Moosen, *Molinia caerulea*, *Salix repens*, *Carex*-Arten etc. (Graebners »Birkenheide«).

Der Birke ist oft Nadelholz beigemischt, namentlich *Pinus silvestris*; auch *Populus tremula* und *Salix* kommen oft mit ihr zusammen vor. Die Schwierigkeit einer scharfen Abgrenzung der Vereine in Xerophyten-, Mesophytenvereine etc. zeigt sich hier wie in manchen anderen Fällen; die immergrüne, xerophil angepaßte Form und die mesophile Form wachsen nebeneinander (vgl. S. 272).

Auf ähnliche Weise können mehrere andere unserer wildwachsenden Bäume reine oder gemischte Bestände mit einem mehr oder weniger verschiedenen Charakter je nach den Unterschieden in der Feuchtigkeit des Bodens und in den Lichtverhältnissen des Waldes bilden. Die Esche (*Fraxinus excelsior*) bildet an der Ostküste Jütlands und anderwärts, z. B. in Niederösterreich, eigene Wälder mit einer dichten Waldbodenvegetation von Kräutern, die sonst gewöhnlich auf offenen, feuchten Fluren oder Wiesen vorkommen. *Alnus incana* bildet im nördlichen Schweden Wälder mit einer Bodenvegetation von *Ulmaria pentapetala*, *Geranium silvaticum*, *Geum rivale*, Moosen, *Deschampsia caespitosa*, *Milium effusum*, *Urtica dioica* etc. (Grevillius).

Im Gebiete der Donau, namentlich in ihrem Mittellaufe, sind die Wälder in auffallendem Grade gemischte Wälder von *Fagus*, *Carpinus*, *Quercus sessiliflora*, *Acer*, *Betula*, *Prunus Cerasus*, *Pirus communis*, *Populus*, *Tilia* und Coniferen »in reichster Abwechselung«; das Unterholz besteht aus *Berberis*, *Cornus sanguinea*, *C. mas*, *Euonymus Europaea*, *E. verrucosa*, *Prunus*-Arten, *Juniperus communis* etc. Auch Zwergsträucher von Ericaceen, *Polygala Chamaebuxus* etc. kommen vor (G. Beck). Diese Mannigfaltigkeit weist auf die größere Nähe der Tropen hin und hat wahrscheinlich zugleich einen geologischen Grund: das Land war nach der Eiszeit länger eisfrei als z. B. Skandinavien, und die Einwanderung der Arten ist leichter gewesen als hier.

In den Mittelmeerländern kommen auch andere Wälder vor, solche von *Castanea sativa* (diese nähern sich den xerophilen Wäldern), *Platanus orientalis* etc.

Nordamerika hat einen dem europäischen entsprechenden Waldgürtel mit laubwechselnden Bäumen. Auch für die nordamerikanischen Wälder ist die starke Mischung der Arten kennzeichnend. Ferner ist das Unterholz dichter und höher. Lianen treten häufiger auf. Die Physiognomie der Wälder ist jedoch ungefähr dieselbe wie bei uns. Von Epiphyten giebt es, wenn die südlichen Gegenden ausgenommen werden, jedenfalls keine anderen als Moose und Flechten. Die Herbstfarben (rot, gelb) sind ungewöhnlich tief, besonders bei Arten von *Quercus*, *Crataegus* etc. Die Flora ist höchst verschieden. Viele Gattungen sind gerade in der gemäßigten Zone heimisch und kommen hier in zahlreichen Arten vor: *Quercus*, *Juglans*, *Carya*, *Betula*, *Alnus*, *Ulmus*, *Celtis*, *Fagus* (*F. ferruginea*), *Castanea*, *Carpinus*, *Ostrya*, *Populus*, *Salix* *Acer*, *Fraxinus* u. a. Aber überdies gehen viele subtropische oder an die Tropen erinnernde Typen bis hierhin, namentlich in den südlichen und den östlichen Gegenden, weil die Verbindung des Landes mit südlichen Gegenden nach der Eiszeit eine leichte Einwanderung zuließ; von solchen für unsere nordeuropäische Natur fremden Gattungen können genannt werden: *Magnolia*, *Liriodendron*, *Robinia*, *Gleditschia*, *Gymnocladus*, *Catalpa*, *Morus*, *Liquidambar*, *Sassafras*, *Platanus*, *Aesculus* u. a. (Näheres bei Mayr).

Auch der japanische Wald ist sehr reich an Arten und steht dadurch im Gegensatze zu den gewöhnlichen europäischen Wäldern; man kann im Monate Juni in einem üppigen Gebirgswalde etwa 100 Baum- und Straucharten mindestens aus 76 Gattungen blühen sehen. Hier sind die Gründe für die Mannigfaltigkeit ebenfalls sicherlich geologische. Die Waldregion auf dem Fuji-no-yama enthält nach Rein (in Petermann's Mitteil. 1879) wesentlich Laubwälder, aber hier und da bilden Nadelhölzer geschlossene Bestände. Die Laubwälder bestehen besonders aus laubwechselnden Eichen, Buchen und Ahornen, denen sich Arten von *Zelkova*, *Juglans*, *Pterocarya*, *Betula*, *Tilia*, *Fraxinus*, *Magnolia*, *Cercidiphyllum*, *Acanthopanax* und *Aesculus* anschließen. Die Flora hat bekanntlich eine große Verwandtschaft mit der des östlichen Nordamerika. Es giebt eine Menge Lianen der Gattungen *Actinidia*, *Euonymus*, *Vitis*, *Rhus*, *Wistaria* (*W. floribunda* = *W. Chinensis*), *Akebia*, *Clematis* etc. Das Unterholz ist sehr reich.

Dieser Wald erinnert offenbar vielfach an die Natur der tropischen Wälder.

Laubwechselnde tropische Wälder kommen vor, nähern sich jedoch gewiß stets den xerophilen Laubwäldern. Man findet in Brasilien auf Kalkfelsen Wälder, deren vorherrschende Arten (Mimosaceen) das Laub in der trocknen Zeit verlieren, so daß die Lichtverhältnisse im Walde ganz anders als in der Regenzeit werden; aber viele andere Bäume bleiben belaubt, abgesehen von den oft dornigen und brennenden Sträuchern und Kräutern des Unterholzes und des Waldbodens (Warming, VIII). Ostindien besitzt laubwechselnde Wälder, z. B. die vom Teakbaume gebildeten, die in blattlosem Zustande unseren entlaubten winterlichen Wäldern ähnlich sein sollen; aber die tropische Natur offenbart sich durch die große Menge epiphytischer Farne und Blütenpflanzen, ferner durch die Loranthaceen, die auf den entblätterten Zweigen ähnlich wie bei uns die Misteln im Winter aussehen.

7. Kap. Die immergrünen Laubwälder.

Immergrüne Laubwälder kommen besonders in den regnerischen Tiefländern der Tropen vor, ferner an mehreren Orten in gewissen Höhen der Gebirge und an den südwestlichen Küsten Südamerikas. Zwar treten in vielen dieser Wälder Arten auf, die eine kürzere oder längere Zeit ganz entlaubt sind; aber bei den meisten Bäumen bleiben die Blätter bis nach der nächsten Belaubung oder jedenfalls länger als 12 Monate sitzen.

Da trockne Zeiten in den meisten Gegenden zu einer oder der anderen Zeit des Jahres eintreten können, und da es selbst in dem Gebiete des tropischen Regenwaldes, z. B. auf Java, Tageszeiten geben kann (vormittags, bis der Regen etwa um 2 oder 3 Uhr nachmittags eintrifft), wann die Luft relativ trocken ist und die Transpiration gefährlich werden könnte (Haberlandt), so sind die allermeisten Blätter des Hochwaldes auf eine oder die andere Art gegen zu starke Transpiration geschützt. Das Blatt ist daher und weil es länger als ein Jahr lebt, keineswegs so gleichförmig gebaut, wie in den Laubwäldern der gemäßigten Gegenden.

In den immergrünen, tropischen Laubwäldern finden Laubfall

und Belaubung nicht so allgemein und gleichzeitig statt, wie in den gemäßigten Gegenden; der damit einhergehende Wechsel in der Blattfarbe fehlt. Indem das Laub älter wird, fällt es allmählich ab, jedoch vorzugsweise in gewissen Monaten, in dem mittleren Brasilien z. B. in den Monaten Juli, August und September. Der Wald hat das ganze Jahr eine dunkler grüne Farbe, als unsere Wälder, sie in der Regel zeigen; obgleich einzelne Arten zu der Zeit ihrer Belaubung eine besonders auffallende Farbe aufweisen (gewöhnlich sind die jungen Blätter rotbraun), verlieren sie sich in der Menge der übrigen Arten. Knospenschuppen fehlen gewöhnlich.

Da die Laubblätter vermutlich das ganze Jahr thätig sein können (einige Arten bilden fast während des ganzen Jahres neues Laub), ist es leicht verständlich, daß es der Pflanze möglich wird, viel mehr Nahrung hervorzubringen, als unsere laubwechselnden Bäume es thun können; darauf beruhen das rasche Wachstum und die riesige Größe vieler tropischen Bäume.

Typen der mesophilen immergrünen Wälder sind folgende: zunächst drei, nämlich die subtropischen immergrünen Laubwälder, z. B. der kanarische Lauraceen-Wald (der jedoch vielleicht zu den xerophilen Wäldern zu rechnen ist), die antarktischen Wälder Südamerikas und die tropischen Regenwälder, außerdem einige besondere, von bestimmten tropischen Pflanzenformen gebildete Wälder.

Vereinsklasse. **Subtropische immergrüne Laubwälder.**

Die Lauraceen-Wälder der kanarischen Inseln hat Christ geschildert. In der Wolkenregion, wo sogar im Sommer täglich oder fast täglich dicke Nebel lagern, entwickeln sich die Lorbeerwälder besonders in Thälern und Klüften. Der Boden bedeckt sich mit einem dichten, grünen Teppiche von Farnen und Moosen. Die Wälder bestehen aus Bäumen der Lorbeerfamilie (*Persea Indica*, *Laurus Canariensis*, *Ocotea foetens*, *Phoebe Barbusana*), denen *Ilex Canariensis*, *Erica arborea*, *Myrica Faya* etc. reichlich beigemischt sind. Das Unterholz wird von *Rhamnus glandulosa*, *Viburnum rigidum* u. a. gebildet; von Lianen treten z. B. *Smilax*-Arten auf. Die Blätter gehören besonders zur Lorbeerform, d. h. sie sind ungeteilt, ganzrandig und lederartig; aber auch andere, rein xerophile Typen beobachtet man. Ein eigentümlicher, tief grüner Schatten herrscht in dem Walde unter dem dunkeln Dache der

Lauraceen-Bäume. Man findet hier eine Frische und Feuchtigkeit, die zu der glühenden Hitze der offenen Abhänge in starkem Gegensatze steht (S. 286), welcher durch den vom Waldboden ausgehenden Erd-, Moos- und Veilchengeruch verstärkt wird. Der Waldboden ist fast allein von einer überwältigenden Farnmenge bedeckt und erinnert dadurch an die Wälder auf Neu-Guinea und anderen Inseln des stillen Ozeanes; im übrigen ist er an Kräutern arm.

Vereinsklasse. **Die antarktischen Regenwälder.**

Die antarktischen Wälder sind durch die Schilderungen von Darwin und Hooker bekannt geworden. Man findet sie von dem südlichen Chile, von dem 36. ° südlicher Breite, bis zum Feuerlande, wo sie das Land vom Meere bis zu 1700—2000 m Höhe auf der westlichen Seite der Gebirgskette bedecken. Das Klima zeigt eine geringe jährliche mittlere Wärme (5—7 ° C.), aber eine sehr große, fast über alle Monate des Jahres verteilte Regenmenge. Unter diesen Verhältnissen entwickelt sich ein äußerst üppiger Wald, der in den nördlichen Gegenden durch die große Menge Lianen und Epiphyten, ferner durch das Unterholz, worin Baumfarne und Bambus eine Rolle spielen, ein tropisches Gepräge erhält. Südwärts verliert sich dieses; aber die Wälder stehen doch infolge des feuchten Klimas das ganze Jahr dunkelgrün da. Buchen sind hier die gewöhnlichen Waldbäume: *Nothofagus antarctica*, die das Laub im Winter verliert, *N. betuloides*, *N. procera*, *N. obliqua*. *N. Dombeyi*, *N. alpina* u. a. Arten, die immergrün sind. Die Blätter dieser Buchen sind klein, aber zahlreich und myrtenähnlich; die Physiognomie ist daher eine ganz andere als die unserer Rotbuche. Außer den Buchen sind es besonders Nadelhölzer (*Araucaria*, *Libocedrus*) und Proteaceen, die als Waldbäume eine Rolle spielen.

Floristisch bemerkenswert ist, daß die mit *Fagus* nahe verwandte Gattung *Nothofagus* hier mit Proteaceen, Myrtaceen, *Podocarpus*, *Libocedrus*, *Fitzroya Patagonica* (der Alerze, einem riesigen Nadelbaume) und anderen tropischen und australischen Typen gesellig auftritt und daß auf den Buchen das schmarotzende *Myzodendron* wächst. Namentlich mit Neuseeland ist die Ähnlichkeit groß.

Vereinsklasse. **Die tropischen Regenwälder.**

Rings um die Erde findet man in den äquatorialen Ländern

eine Waldzone, woran man gewöhnlich denkt, wenn der Ausdruck Urwald genannt wird. Ein Urwald ist natürlicherweise jeder jungfräuliche Wald, dessen ursprüngliche Beschaffenheit bewahrt ist, indem ein Eingriff des Menschen in diese gar nicht oder nur in unmerklichem Grade stattgefunden hat, dessen Bäume stehen bleiben, bis ihr Leben von selbst oder im Kampfe mit den Nachbarn aufhört, bis der tote Körper zu Boden sinkt, verwest und eine Stelle offen lässt, welche ein Kampfplatz für andere Arten wird. Es gab bis vor wenigen Jahrzehnten und giebt wohl noch jetzt Urwälder sowohl auf dem »von Stürmen umbrausten Felsenboden« Lapplands und Norwegens, als auch in Deutschland und auf den feuchtwarmen Ebenen des Amazonenstromes.

Die tropischen Regenwälder sind an die Gegenden gebunden, wo die Passatwinde wehen, eine hohe Wärme herrscht, von der hoch am Himmel stehenden Sonne ein Lichtmeer herabflutet und wo die senkrecht aufsteigenden, mit Wasserdampf gesättigten Luftmassen bei ihrer Ausdehnung und Abkühlung in den höheren Luftschichten täglich die heftigsten Niederschläge hervorrufen. Hier steigen zwischen den Kronen der Bäume häufig warme Nebel auf, Wassertropfen triefen jedenfalls zu gewissen Jahreszeiten den größten Teil des Tages von den Blättern, und die Luft kann fast mit Wasserdampf gesättigt sein (in Buitenzorg auf Java ist die Luftfeuchtigkeit etwa von 2—3 Uhr nachmittags bis zu dem nächsten Vormittage ungefähr 95 %).

Der Waldboden dieser Regenwälder ist gewiß immer ein reicher Humus, schwarz und porös, mit verwesenden Resten der Zweige, Blätter, Blüten und Früchte erfüllt und wird vermutlich von Tieren durchwühlt. Jedoch ist die Humusschicht nicht so dick, wie man es oft annimmt; viele m dicke Humusschichten können nicht die Regel sein (vgl. Reinhardt u. a.). Während einige den Boden als immer durch und durch naß ansehen, sagen andere und sicherlich mit mehr Recht, daß der Regen in ihm wegen der Porosität bald hinabsickert.

Unter solchen Verhältnissen muß sich die Pflanzenwelt mit einer Fülle und Mannigfaltigkeit wie nirgends sonst entwickeln. Der tropische Regenwald ist der Höhepunkt für die Entwicklung der Vegetation auf der Erde. Er hat namentlich folgende Eigentümlichkeiten.

Die Ausnutzung des Raumes. Es giebt Vereine, deren Raum sehr stark besetzt ist. Man findet gewöhnlich so viele Stockwerke der Pflanzen, daß das Ganze beinahe ein zusammenhängender Wirrwarr ist. Es giebt einen »Wald über dem Walde« sagt Humboldt treffend. Unter dem höchsten Stockwerke der Bäume, das sich mit schlanken, dicken, zweiglosen Stämmen vielleicht bis zu 40—50 m Höhe erhebt, wachsen andere Bäume von mittlerer Größe, welche die Zweige jenes Stockwerkes nicht erreichen, und unter ihnen wieder andere: schlanke, dünnstämmige, niedrige Palmen, Baumfarne etc., zwischen diesen Sträucher der Urticaceen, Piperaceen, Myrsinaceen, Rubiaceen u. a. Mächtige, 4—5 m hohe Kräuter von den Typen der Scitamineen und der Araceen und andere Kräuter sind eingestreut; ist noch eine Stelle auf dem Waldboden übrig, wohin das Licht herabdringen kann, so wird sie von dunkelgrünen Farnen, Selaginellen, Moosen und ähnlichen Schattenpflanzen eingenommen. Aber oft ist der Boden ganz nackt, der schwarze Humus nur von abgefallenen, verwesenden und feuchten Blättern, Zweigen, Fruchtresten u. ähnl. bedeckt, zwischen denen nur noch Saprophyten der bizarrsten Gestalten (Burmanniaceen, Pirolaceen etc., vgl. S. 104) oder Wurzelparasiten (Rafflesiaceen, Balanophoraceen) Platz finden. Dazu kommen noch die Scharen der Epiphyten (S. 101), welche Stämme und Zweige bedecken (Orchidaceen, Araceen, Bromeliaceen, Piperaceen u. a. Blütenpflanzen, in Amerika auch Cactaceen, ferner Farne, Moose etc.). Die Bäume in den Wäldern der javanischen und der molukkanischen Nebelregion sind in einen durchnäßten Moosfilz eingehüllt, der dicker als die Stämme selbst sein kann und ihnen ein sonderbares, dunkles Aussehen verleiht. Von Farnen sind hier namentlich die moosähnlichen Hymenophyllaceen heimisch, die nach ihrem anatomischen Bau »wahre Nebelpflanzen« darstellen. Selbst die Blätter der immergrünen Arten können mit Lebermoosen und kleinen Flechten dicht bekleidet sein. Zu den Pflanzen, die der Niederschläge am allermeisten bedürfen, gehören nach Schimper die holzigen Epiphyten, wovon sich in den regnerischen Urwäldern viele entwickeln: das feuerrote *Rhododendron Javanicum* schmückt die Baumkronen in den Gebirgswäldern Javas, und zusammen mit ihm beobachtet man Arten von *Ficus*, *Medinilla* (Melastomacee), *Fagraea* (Loganiacee), *Sciadophyllum* (Araliacee) etc. In den javanischen Gebirgswäldern findet man die

gemeinen, mächtigen epiphytischen Farne *Asplenium Nidus* und *Platycerium alcicorne*, ferner große Pflanzen von *Lycopodium Phlegmaria* u. a. *L.*-Arten und *Psilotum* (*P. flaccidum*), die wie meterlange Pferdeschwänze von den Bäumen schlaff herabhängen. Endlich giebt es eine große Menge Lianen (S. 105), deren Blätter und Blüten man selten sieht, deren oft wunderlich geformte, lange Stämme jedoch zwischen dem Boden und den Baumwipfeln ausgespannt sind oder in Bogen von diesen herabhängen oder teilweise auf dem Boden liegen. Die vielen anderen Pflanzen geben den Lianen unzählige Stützpunkte und helfen ihnen, in die Wipfel emporgelangen. Der Grund dafür, daß dieses reiche Pflanzenleben auftreten kann, ist die Beleuchtung: durch die offenen Kronen des obersten Stockwerkes dringt das Licht zu den unteren Kronen herab und zwischen diesen weiter. Ein »lichtes Halbdunkel« herrscht hier; es ist viel heller als in unseren Buchenwäldern. Alle Arten scheinen, wie sich Junghuhn ausdrückt, einen »horror vacui« zu haben und sich in bemerkenswerter Einigkeit zu bestreben, den gegebenen Raum auszunutzen.

Daß es übrigens Wälder giebt, zwischen deren riesigen Säulen es so dunkel ist, daß sich beinahe keine andere Vegetation entwickeln kann, lehren uns Martius' Tabulae.

Die Anzahl der Arten des tropischen Regenwaldes ist außerordentlich groß. Der Mangel an geselligem Zusammenleben der Individuen einer Art, den man hier beobachtet, ist oft erwähnt worden, steht zu der Gleichförmigkeit unserer nordeuropäischen Wälder in dem größten Gegensatze und wird z. B. dadurch erläutert, daß in Brasilien auf 3 Quadratmeilen um Lagoa Santa etwa 400 Baumarten in den Wäldern wachsen. Diese Mannigfaltigkeit hat sicherlich teils einen geologischen Grund, nämlich das hohe Alter und der nie unterbrochene Entwicklungsgang der Tropennatur (Wallace; Warming, IX), teils einen physikalischen, die günstigen Lebensbedingungen; denn es giebt Beispiele dafür, daß ein feuchter und reicher Boden eine größere Artenmenge als benachbarter trockner und dürftiger Boden hervorruft.

Die Formen der Bäume. Die meisten Formen bieten nichts Auffallendes dar, aber einige sind bemerkenswert. Haberlandt (III) hat einige erwähnt und abgebildet: die Schirmform, die Kandelaberform, die Etagenbäume, und mehrere andere könnten

außer der Palmenform und anderen bekannten Formen genannt werden. Die Verzweigung ist weit mannigfaltiger, anscheinend viel unregelmäßiger als bei unseren Bäumen; besonders häufig ist es, daß die Zweige nur an der Spitze ein Blattbüschel tragen und daß jeder Sproß nur sehr wenige Seitenzweige hat.

Tafelwurzeln kommen bei mehreren Arten vor. Hierunter versteht man Wurzeln, die vielmal höher als dick sind und als große, oft gekrümmte Platten von dem unteren Teile des Stammes, bisweilen bis zu einer Höhe von 2—3 m ausgehen; der Querschnitt des Stammes erhält am Boden die Form eines vielstrahligen Sternes, und der Raum um den Fuß des Baumes wird in eine Menge Kammern geteilt. Diese Wurzeln dienen jedenfalls wesentlich dazu, Bäumen mit riesigem Stamm und sehr großer Krone einen festen und breiten Grund zu geben. Tafelwurzeln findet man besonders bei gewissen Arten von Bombaceen und *Ficus*, ferner bei *Myristica*, *Carallia*, *Sterculia*, *Canarium* u. a. Nach Schimper sind sie ein besonderes Merkmal regenreicher Wälder und fehlen in regenarmen,

Stützwurzeln anderer, nämlich von der bei *Rhizophora* vorkommenden Form (S. 300) zeigen einige Palmen (*Iriartea* u. a.), ferner *Pandanus*. Sie treten als stielrunde Stützen auf, die vom Stamme in einer gewissen Höhe entspringen und unter einem spitzen Winkel in den Boden hinabdringen, und haben dieselbe strahlenförmige Verzweigung wie bei *Rhizophora*; die Anzahl der Stützen, die ein einzelner Baum erhält, ist bisweilen sehr bedeutend (z. B. über 20). Unter einer anderen Form treten sie bei *Ficus religiosa* u. a. auf, wo sie von den Zweigen entspringen und es einem einzelnen Baume ermöglichen, sich über eine riesige Fläche auszubreiten und einen ganzen Wald mit einer außerordentlich dicken Laubdecke und einem tiefen Schatten zu bilden; dieser Schatten ist wohl einer der Gründe dafür, daß die Wurzeln so gut gedeihen.

Dornige Stämme sind nicht selten (*Hura*, *Erythrina*, *Flacourtia* etc.), am häufigsten bei Palmen. Ferner findet man Bäume mit merkwürdigen, geschichteten Korkkegeln auf den Stämmen (*Xanthoxylum* u. a.).

Die Knospen haben nicht (oder doch selten und wohl meistens in trockneren Wäldern) solche trocknen Knospenschuppen wie unsere meisten Bäume (Fig. bei Warming, VIII); aber krautige Nebenblätter, Blattscheiden und Blattstielauswüchse schützen die

Knospen, und oft tritt ausgeschiedenes Wasser, Harz oder eine gallertartige Flüssigkeit zwischen der Knospe und ihrer Hülle auf (Percy Groom).

Blüten sieht man nicht viele, sogar auffallend wenige, obgleich der Tropenwald immer reich an Blüten ist; sie kommen in der Regel allzuhoch oben in den Baumkronen vor. Aber wenn man von einem hoch gelegenen Punkte den Wald überschauen kann, so sieht man oft große gelbe, weiße, violette oder rote Flecken in ihn eingestreut: die blühenden Bäume oder Lianen. In vielen Fällen sind die Blüten sehr klein (z. B. bei den Lauraceen und den meisten Papilionaceen), aber ihre große Menge macht sie den Insekten leicht sichtbar. Bei einigen Arten sitzen die Blüten merkwürdigerweise auf den dicken Stämmen und den Zweigen selbst, indem sie sich Jahr für Jahr aus denselben »schlafenden Augen« entwickeln. Das bekannteste Beispiel solcher Arten ist der Kakaobaum (*Theobroma Cacao*); andere Beispiele bieten Myrtaceen, Sapotaceen, Leguminosen, *Ficus Roxburghii*, *Crescentia Cujete*, *Swartzia*-Arten u. a. (Wallace, Haberlandt, Esser in Verh. naturh. Ver. Rheinl. Westf. 1887, Huth in Verh. bot. Ver. Brand. 1888). Wallace meint, daß die Blüten dieser stammblütigen Arten an Bestäubung durch Schmetterlinge angepasst seien, die in dem stillen Walde oft umherschweben. Ob dieses richtig sei, ist unentschieden. Nach dem Blütenbau erscheint es z. B. für *Theobroma* nicht richtig; hier sind eher andere Insekten wirksam oder findet Selbstbestäubung statt.

Periodizität. In dem tropischen Walde giebt es weder Sommer noch Winter, weder Frühjahr noch Herbst; die in anderen Pflanzenvereinen deutliche periodische Entwicklung ist hier verschwindend klein oder fehlt. Einige Arten erhalten während des ganzen Jahres neues Laub; zeigen einzelne Arten auch eine deutliche Ruhezeit, oder sind einige eine kurze Zeit sogar ganz blattlos, so verschwinden sie doch unter den vielen anderen, denen eine solche Ruhezeit fehlt oder deren Ruhezeit in eine andere Zeit des Jahres fällt. Es haben zwar vermutlich die allermeisten Arten eine bestimmte Zeit des Blühens; diese ist jedoch keineswegs für alle Arten dieselbe. Der Wald ist daher (wie auch die Savannen Südamerikas) das ganze Jahr blütenreich. Im Leben des Waldes als Ganzes giebt es also keine Periodizität.

Die Laubblätter sitzen in dem tropischen Regenwalde fast

immer länger als ein Jahr auf dem Baume (im allgemeinen etwa 13—14 Monate; vgl. Warming, VIII) und sind wahrscheinlich oft viele Monate thätig, vielleicht länger als ein Jahr, was für die Pflanzen von grundlegender ökonomischer Bedeutung ist und ihr riesiges Wachstum und die Produktion der großen Masse organischer Substanz erklärt. Die alten Blätter krümmen sich nach Haberlandt bisweilen durch aktive Bewegungen, um den jungen Blättern Platz zu schaffen. Über die Farbe des Waldes vgl. das S. 337 angeführte.

Die Zahl der Blattformen des tropischen Regenwaldes ist außerordentlich groß. Wir finden nicht nur die auch bei uns vorkommenden eiförmigen, elliptischen und ähnlichen, einfachen oder einmal zusammengesetzten Blätter, sondern es giebt auch viele andere neue Formen, z. B. das fiederförmige oder das fächerförmige Laub der Palmen, die großen, ungeteilten, eine eigentümliche Nervatur aufweisenden Blätter der Scitamineen, die gefiederten Blätter der Leguminosen, namentlich das mehrmals zusammengesetzte Mimosenblatt, dessen zahllose Blättchen von der Lichtstärke abhängige Bewegungen ausführen, das gefingerte Blatt bei Bombaceen und *Panax* (Araliacee), das fingerförmig geteilte, schildförmige Blatt der *Cecropia* u. a., die lang gestielten, großen, herz- oder eiherzförmigen Blätter der Araceen, ferner die Blätter der Bambusgräser etc. Die häufigste Blattform ist jedoch wohl das »Lorbeerblatt«, d. h. das große, kahle, glänzende, elliptische oder lanzettliche und ganzrandige Blatt, wofür *Ficus elastica* ein Beispiel bietet. Glänzende und lederartige Blätter sind überhaupt ein auffallender Charakterzug der Tropenwälder (»Glanzlichter des Tropenlaubes«), während die Blätter unserer Wälder matt und durchscheinend sind. Haberlandt giebt an, daß ganzrandige Blätter häufiger als bei uns seien. Im allgemeinen kann man wahrnehmen, daß die Blätter oft riesig groß sind, z. B. in den feuchten Küstenwäldern Brasiliens und in den Wäldern am Amazonenstrome, überdies viel dunkler grün als in den gemäßigten Gegenden, weil die Blätter und besonders wohl das Palissadengewebe dicker als bei uns sind. Andere Blätter hingegen sind, besonders in den unteren Stockwerken der Wälder, infolge des schwachen Lichtes und der feuchten Luft, welche hier herrschen, sehr dünn.

Die Regulierung des Wassergehaltes der Pflanzen. Nach den Untersuchungen Haberlandts und anderer sind die Pflanzen in dem javanischen Regenwalde, wohl überhaupt in den höheren Stockwer-

ken der tropischen Regenwälder solchen Verhältnissen ausgesetzt, die weit extremer sind, als sie z. B. unsere europäische Natur irgendwo aufweisen kann. Ungefähr von 6—7 Uhr morgens ab steigt die Wärme bis um 1—2 Uhr, und die Lufttrockenheit nimmt unter der direkten Beleuchtung durch die Sonne andauernd allmählich zu. Die Luft hat zuletzt oft ein Sättigungsdefizit von 30 %. Die andere Periode beginnt mit den Gewittern und den heftigen Regengüssen etwa um 2—3 Uhr; die Luft ist in dem übrigen Teile des Tages so mit Feuchtigkeit gesättigt (93—95 %), daß fast alle Transpiration unterdrückt wird. Zwei Drittel des Tages ist die Luft demgemäß ungefähr mit Wasserdampf gesättigt. Gegen die Gefahren, die also im Laufe des Tages von zwei ganz verschiedenen Seiten die Pflanzen, besonders ihren Assimilationsprozeß, bedrohen, schützen sie sich auf verschiedene Art, wie aus dem Folgenden hervorgeht.

Wenn die Transpiration durch die erwähnte Sättigung der Luft mit Wasserdampf herabgesetzt wird, so entsteht die Gefahr, daß die Pflanzen wegen des fortdauernden starken Wurzeldruckes aus der nassen Erde zu große Wassermengen aufnähmen, so daß »ein Zustand höchster Turgescenz« einträte, wodurch die Luft aus den Intercellularräumen ausgetrieben und diese vollständig mit Wasser erfüllt werden könnten. Diese Gefahr wird durch wasserausscheidende Organe abgewandt, deren verschiedene Formen Haberlandt (V) unter der Benennung Hydathoden (d. h. Wasserwege) zusammenfasst. Diese Organe sind hauptsächlich folgende: 1) Epidermiszellen von einem bisweilen merkwürdigen Bau oder eigentümliche Haare (einzellige oder mehrzellige; diese oft in der Form der Drüsenhaare); da diese Organe auf beiden Seiten der Blattspreite, besonders unterseits, auftreten, so erscheinen die ausgeschiedenen Wassermassen auf den Blättern wie Tautropfen. 2) Bei einem Teile der Farne sind die Hydathoden eigentümliche Drüsenflecke auf der Blattspreite. 3) Die bekannten, wie große Spaltöffnungen gebauten Wasserporen, die sich häufig auf der Oberseite der Blattzähne über einem kleinzelligen, dünnwandigen, gewöhnlich farblosen Gewebe (Epithem) vorfinden, in welchem Nerven endigen. Demnächst kann Wasser ohne Mitwirkung von Hydathoden durch eine Epidermis ausgeschieden werden, die nach außen gerichtete Poren besitzt. Schließlich wird Wasser ohne die Thätigkeit lebender Zellen, z. B. bei den Gräsern, ausgeschieden, im Gegensatze zu den

vorhergehenden Fällen, in denen lebende Zellen notwendige und aktive Organe sind.

Eine andere Gefahr entsteht durch die große Lufttrockenheit und die damit einhergehende starke Transpiration am Vormittage. Zwar ist die gesamte Transpiration sehr gering (nach Haberlandt sogar 2- bis 3mal geringer als bei Pflanzen des mitteleuropäischen Klimas, was jedoch Stahl, VI, als teilweise unzutreffend ansieht), aber vormittags ist sie stark und führt die Gefahr des Welkens oder jedenfalls einer so starken Verminderung des Turgors in den Pflanzen herbei, daß die Kohlensäureassimilation darunter leiden könnte. Dadurch erklärt sich das merkwürdige Verhältnis, daß viele Pflanzen des tropischen Regenwaldes ähnliche Schutzeinrichtungen gegen starke Verdunstung besitzen, wie wir sie bei den Xerophyten kennen gelernt haben: man trifft oft dicke, stark kutinisierte Epidermen, eingesenkte Spaltöffnungen, Schleimzellen, Speichertracheïden, Wassergewebe u. a. Das Wassergewebe von *Ficus elastica* ist wohlbekannt. Man weiß auch lange, daß mehrere Palmenblätter und die großen und dünnen Blätter der Scitamineen Wassergewebe auf der Oberseite oder bisweilen auf beiden Seiten führen; es kann ebenso mächtig wie das Assimilationsgewebe sein (Pfitzer; Fig. bei O. G. Petersen in Danske Vidensk. Selsk. Skrifter 6. R., Bd. VII, 1893): nun wird dieses Wassergewebe verständlich. Mehrere Arten des javanischen Regenwaldes (z. B. *Gonocaryum piriforme*, *Anamirta Cocculus*) haben nach Haberlandt im Chlorophyllgewebe, ganz wie mehrere auf S. 208 erwähnte Xerophyten, mechanische Zellen; diese haben offenbar eine ähnliche Bestimmung, nämlich die, das Chlorophyllgewebe gegen Schrumpfung bei Trockenheit zu schützen.

Haberlandt fand durch Versuche, daß mehrere der genannten Hydathoden im stande waren, Farbstofflösungen aufzunehmen, und schloß daraus, daß sie auch dazu dienen, Wasser aufzunehmen und der Pflanze zuzuführen. Dieses wird wohl nur an einem bestimmten Zeitpunkte des Tages stattfinden können, nämlich wenn die ersten Regengüsse fallen, einige Stunden nach 12 Uhr mittags; wenn die Pflanze zu stark transpiriert hat, werden sie ihr dann helfen können, schnell ihren Turgor wiederzuerhalten. Die Hydathoden würden hiernach also Regulatoren für die Wasserversorgung der Pflanzen sein, das überflüssige Wasser entfernen und Wasser aufnehmen, wenn ein dringendes Bedürfnis hiernach vorliegt.

Das Angeführte gilt selbstverständlich zunächst für die Pflanzen der oberen Stockwerke, deren Blätter sich in der Oberfläche des Waldes befinden und von den Sonnenstrahlen getroffen werden. Bei den unteren Pflanzen hingegen, die sich im Waldinneren in dem Schatten der anderen verbergen, muß man andere Verhältnisse erwarten. Hier findet man in der That Pflanzen, die stark an Schatten und feuchte Luft angepasst sind, wie die Hymenophyllaceen, deren papierartig dünne Blattspreiten nur wenige Zellschichten ohne eine eigentliche Epidermis und ohne Intercellularräume haben, deren Stengel Wurzelhaare tragen etc. (Warming, Den almindelige Botanik, 3. Udg. 1895, S. 342).

Andere Bauverhältnisse scheinen mit den Regengüssen der Tropen in nächster Verbindung zu stehen, teils mit deren Heftigkeit, wofür es in unseren Klimaten nichts Ähnliches giebt, teils mit deren Häufigkeit.

Anpassung an mechanische Einwirkungen. Das in großer Entfernung hörbare Geräusch des auf die Wälder herabstürzenden Regens zeigt dessen Heftigkeit an; aber die Bäume sind daran angepasst, diese zu ertragen. Viele einfache Blätter sind fest und lederartig, ja die Epidermis kann so stark verkieselt sein, daß die ganze Spreite steif und zerbrechlich wird; sie sieht wie »grün lackiertes Blech« aus. Die Blätter anderer Arten, namentlich die von Mimosen, Akazien und anderen Leguminosen und von Palmen, sind in viele Blättchen oder Abschnitte geteilt, so daß sie dem Regen weniger Widerstand leisten; sehr oft können sie obendrein Bewegungen ausführen, wodurch sich die Blattspreiten zusammenfalten, so daß sie den Wassertropfen eine geringere Oberfläche oder sogar nur eine Kante darbieten. Bei anderen Pflanzen sind die Blätter in Falten gelegt oder rinnenförmig, was sie gleichfalls aus mechanischen Gründen widerstandsfähiger macht; dieses ist am deutlichsten bei den Palmenblättern der Fall, deren fieder- oder fächerförmig angeordnete Abschnitte der Spreite in Falten gelegt sind, indem der Winkel zwischen den Seitenteilen entweder aufwärts oder abwärts gewandt ist. Die Blattstiele sind oft aufwärts gerichtet, hier also vermutlich aus einem anderen Grunde als in den Xerophytenvereinen, nämlich um dem Schlage der Regentropfen einen größeren Widerstand entgegenzusetzen. In vielen anderen Fällen sind die Blattspreiten oder die Zweige jedoch hängend, namentlich solange sie jung sind, was denselben Nutzen schafft; viele große Blätter der Araceen verbleiben

in dieser Stellung, andere richten sich später aufwärts. Die riesigen Blätter der Palmen, Scitamineen u. a. haben große, stengelumfassende Blattscheiden, die dazu beitragen, dem Stamme und den Blättern eine bedeutend größere Festigkeit zu verleihen.

Die Häufigkeit der Regengüsse kann gleichfalls auf die Pflanzen ungünstig wirken, nämlich dadurch, daß die Blattspreiten zu naß und zu schwer werden. Hierdurch wird die Transpiration gehemmt; epiphytische Algen, Flechten, Pilze, Lebermoose, ja sogar (nach Haberlandt) Bakterien erhalten auf ihnen Standorte und hindern die Kohlensäureassimilation. In der That findet man oft die älteren Blätter vieler immergrünen Bäume in den feuchten tropischen Wäldern mit einer Masse epiphyller Arten überdeckt. Es wird also vermutlich für die Pflanzen im Regenwalde von Vorteil sein, daß ihre Blätter schnell trocknen können. Nach Jungner und Stahl (V), die in der Hauptsache gleichzeitig zu denselben Ergebnissen gekommen sind, der erste in Kamerun, der andere auf Java, wird dieses durch verschiedene Mittel erreicht, namentlich durch folgende. 1) Eine glatte Kutikula, die sich nicht benetzen lässt; dieses Mittel ist sehr verbreitet. 2) Träufelspitzen. So nennt Stahl die langen, oft von plötzlich verschmälerten Spreiten ausgehenden Spitzen, die typisch bei *Ficus religiosa* u. a. vorkommen, aber übrigens bei den verschiedensten Pflanzen (Farnen, Monokotylen und Dikotylen) und sowohl bei einfachen als auch bei zusammengesetzten Blättern auftreten und dazu dienen, den Regen von solchen Blättern, die sich leicht benetzen lassen, schnell abzuleiten. Sie sind natürlicherweise abwärts gewandt; je länger die Spitze ist, desto schneller trocknet das Blatt. Die säbelförmige Spitze leitet das Wasser am besten ab, bisweilen angeblich in einem fast zusammenhängenden Strahle. Träufelspitzen findet man nie bei Blättern, deren Oberfläche nicht benetzt werden kann, und gar nicht bei Xerophyten. 3) Ferner kommen oft vertiefte Nerven vor, die das Wasser gegen die Blattspitze hinleiten. Bogenförmiger Verlauf der Nerven ist für die Melastomaceen u. a. hierzu gleichfalls vorteilhaft. 4) Sammetblätter beobachtet man namentlich bei krautartigen Arten des Waldbodens und bei Arten der unteren Stockwerke des Waldes, wo es am meisten Schatten und Feuchtigkeit giebt. Die Zellen der Epidermis erheben sich in der Form zahlloser, niedriger Papillen, die dem Blatte einen besonderen Sammetglanz verleihen und zwischen denen sich das Wasser infolge der Kapillarität schnell

über die ganze Blattspreite zu einer sehr dünnen Schicht ausbreitet; dadurch wird erreicht, daß das Wasser schneller verdunsten kann, als wenn es nicht so ausgebreitet worden wäre. Übrigens ist über diese Papillen auch die Meinung aufgestellt worden, daß sie dazu dienten, dem Blatte mehr Licht zukommen zu lassen.

Die Flora der tropischen Regenwälder ist so mannigfaltig, daß es zu weit führen würde, über sie Näheres mitzuteilen. Die vorherrschenden Bäume gehören besonders zu den Leguminosen, Lauraceen, Myrtaceen, Moraceen etc.

Von einzelnen Arten gebildete Bestände gehören in der tropischen Waldvegetation zu den größten Seltenheiten. Die tropischen Regenwälder bilden wegen der starken Mischung ihrer Arten auf der ganzen Erde offenbar nur eine einzige Vereinsklasse. Aber einzelne tropische Waldbestände kommen doch unter bestimmten Verhältnissen vor und bestehen teilweise aus so abweichenden Lebensformen, daß sie eigene Vereinsklassen bilden müssen: die Palmenwälder, die Bambuswälder und die Farnwälder.

Vereinsklasse. **Palmenwälder.**

In die tropischen Regenwälder sind oft Palmen eingemischt, namentlich kleine und dünnstämmige Arten in die unteren Stockwerke der Wälder. In dem tropischen Südamerika findet man jedoch einzelne, überwiegend aus Palmen bestehende Wälder, namentlich längs Flußufern oder auf noch feuchterem Boden. So giebt es in Brasilien »Buritysales«, d. h. Wälder der Buritypalmen (*Mauritia vinifera* und *M. flexuosa*). Lund schreibt über diese Wälder: »Die Thäler sind mit einem frischen, lebhaften Grasteppiche überzogen und in dem Grunde, wo immer ein Bach fließt, mit Gruppen der unvergleichlich schönen Burity geschmückt« (vgl. Warming, VIII); Martius bildet in seinen Tabulae Wälder beider Arten ab. Ferner besitzt Gran Chaco in dem nordwestlichen Argentinien auf seinen großen Ebenen ausgedehnte Palmenwälder (von *Copernicia cerifera*). Diese Palmen sind Lichtbäume, die nur offene und schattenlose Bestände bilden können; der Wald wird hell und hat vermutlich eine pflanzenreiche Bodenvegetation.

Vereinsklasse. **Bambuswälder.**

Das Bambusrohr (*Bambusa*-Arten) bildet in Ostasien fast un-

durchdringliche Wälder. Humboldt erwähnt, daß längs dem Magdalenenstrome ununterbrochene Wälder aus Bambus und pisangblättrigen *Heliconia*-Arten vorkommen. Die tropischen Ströme sind oft von einer Bambuseinfassung umgeben.

Vereinsklasse. **Farnwälder.**

Während Palmen- und Bambuswälder einen ziemlich nassen Boden zu fordern scheinen und daher vielleicht am richtigsten zu den Hydrophytenvereinen gerechnet werden müssen, sind die Baumfarne namentlich an Luftfeuchtigkeit gebunden; sie sind ein sicheres Kennzeichen für eine andauernd mit Wasserdampf gesättigte Luft und für ein gleichmäßiges Klima. Die Wälder Australiens und Tasmaniens sind reich an Baumfarnen. Oft können diese zusammen mit anderen Farnen und dünnblättrigen Kräutern die Hauptmasse der Vegetation bilden. Auf mehreren der höheren westindischen Inseln, z. B. auf der an Farnen außerordentlich reichen Insel Jamaika, findet man auf den Gebirgen in einer gewissen Höhe eine Vegetation, die als Farnwald bezeichnet werden kann (*Cyathea*, *Alsophila*): vielleicht ein schwaches Abbild einer der ältesten Vegetationen der Erde.

Siebenter Abschnitt.

Der Kampf zwischen den Pflanzenvereinen.

---

1. Kap. Einleitende Bemerkungen.

Im vorhergehenden wurden die Pflanzenvereine im allgemeinen als fest bestehend, in Ruhe befindlich, in ihrer Entwicklung abgeschlossen und nun friedlich nebeneinander lebend betrachtet. So verhalten sich die Pflanzenvereine in Wirklichkeit durchaus nicht: es findet überall und ununterbrochen ein Kampf zwischen den Pflanzenvereinen statt, jeder einzelne versucht beständig, in das Gebiet der anderen einzudringen, und jede kleine Veränderung in den Lebensbedingungen verändert sofort das bis-

her bestehende Gleichgewicht, bringt sogleich eine Verschiebung und eine Veränderung in dem gegenseitigen Verhältnis hervor. Oft rufen anscheinend äußerst kleine Veränderungen in den Lebensbedingungen merkwürdig große Veränderungen in der Vegetation hervor. »Die Hebungen und die Senkungen des Grundwasserstandes sollen nicht erst, wenn sie Fuße, sondern schon, wenn sie Zolle betragen, beachtet werden« sagt der erfahrene Praktiker Feilberg. Die Verteilung der Vegetation um kleine Seeen und Wasseransammlungen in Zonen, die in West-Jütland beobachtet werden kann (Raunkiär; Warming, XIII), oder die Verteilung von Webers »Subformationen« der Wiesen zeigt dasselbe. Ferner giebt P. E. Müller (II) an, wie verschwindend kleine klimatische Veränderungen genügen, damit sich eine Waldvegetation in eine andere verändere. Die Kämpfe sind biologisch äußerst wenig untersucht worden; ein weites und besonders anziehendes Arbeitsfeld liegt hier der Forschung offen.

Der Kampf zwischen den Vereinen gründet sich natürlich auf den schon S. 79 und 106 ff. erwähnten Kampf zwischen den Arten; dieser Kampf entsteht durch das Bestreben der Arten, ihr Verbreitungsgebiet durch die Wanderungsmittel, die jeder einzelnen zur Verfügung stehen, zu erweitern. Es werden in den Pflanzenvereinen Stellen gesucht und umstritten, ähnlich wie im Menschenleben. Millionen und aber Millionen von Samen, Sporen und ähnlichen Vermehrungsorganen werden jährlich ausgesandt, um den Arten neue Standorte zu erwerben; Millionen und aber Millionen gehen zu Grunde, weil sie an Stellen ausgesät werden, wo die physikalischen Verhältnisse oder die Bodenverhältnisse ihre Entwicklung direkt hindern oder wo andere Arten stärker sind.

Erst in neuerer Zeit ist man auf den ununterbrochenen Kampf in der Natur zwischen den Arten untereinander aufmerksam geworden. Es ist Darwins Verdienst, auf diesen Kampf hingewiesen zu haben, der bekanntlich ein Glied seiner Hypothese über den Ursprung der Arten bildet. Andere haben den Kampf jedoch schon früher beachtet, so Augustin Pyramus de Candolle, indem er sagt: »Toutes les plantes d'un pays, toutes celles d'un lieu donné, sont dans un état de guerre les unes relativement aux autres« (Essai élém. géogr. bot. 1820).

Von wesentlicher Bedeutung dafür, daß der Kampf und der

Wettbewerb zwischen den Arten sehr hervortreten, sind selbstverständlich die Veränderungen, die auf der Erdoberfläche ununterbrochen in den Bodenverhältnissen, den klimatischen Verhältnissen und den anderen Lebensbedingungen der Pflanzen vor sich gehen. Die Ergebnisse der Kämpfe würden ohne diese Veränderungen nicht so deutlich werden. Diese sind namentlich folgende: 1) Bildung neuen Bodens, 2) Veränderungen des alten Bodens und der im ersten Abschnitte behandelten Faktoren, oder, besonders durch die Eingriffe des Menschen, seiner Pflanzendecke. Die Eingriffe des Menschen sind teils unmittelbare, wenn er z. B. den Boden für seine Zwecke bearbeitet, Wälder urbar macht, Moore trocken legt, teils mittelbare, indem er z. B. die Haustiere weidet, indem er mäht, düngt etc.

Die Kämpfe zwischen den Vereinen werden im folgenden an einigen Beispielen erläutert.

2. Kap. Neuer Boden.

Wenn irgendwo ein neuer Boden auftritt, so wird er bald von Pflanzen erobert werden. Es ist sehr anziehend, die weitere Entwicklung der Vegetation in allen ihren Phasen zu verfolgen. Man wird Zeuge einer langen Reihe von Kämpfen zwischen den nacheinander einwandernden Arten werden; diese Kämpfe werden bisweilen erst in vielen Jahrzehnten einen relativen Abschluß erreichen.

Neuer Boden wird namentlich an folgenden Stellen gebildet: an den Küsten, wo das Meer neues Material herbeiführt, an den Flußmündungen, in den Flußbetten selbst, wo herabgeschwemmte Massen abgelagert werden, durch die Thätigkeit der Gletscher, durch herabstürzende Gesteinsmassen, durch vulkanische Ausbrüche, durch Feuer, das die alte Vegetation verzehrt, ferner durch verschiedene Eingriffe des Menschen, besonders da, wo bebautes Land sich selbst überlassen wird. In den letzten Fällen wird der Boden nicht in demselben Maße neu sein wie in den ersten; er wird nicht steril sein, sondern mehr oder weniger Samen u. ähnl. einschließen. Folgende Beispiele erläutern die Entwicklung verschiedener Vegetationen.

Die Sandvegetation unserer Küsten wurde S. 241 ff. behandelt. Zuerst entsteht auf dem flachen, bisweilen mehrere Hundert Fuß breiten Vorstrande, auf dem das Meer Sand ablagert, eine Vegetation von Sandhalophyten: die Vegetation des Sandstrandes.

Darauf wirft der Wind in diesem Gebiete Dünen auf, die zuerst von den eigentlichen Dünenpflanzen, wie Helm etc., besiedelt werden (wandernde Dünen). Diese Pflanzen bereiten einer neuen Vegetation den Platz vor, wenn sie aus dem Kampfe mit dem Winde als Sieger hervorgehen; denn zwischen ihnen und in ihrem Schutze können nun andere Arten gedeihen. Indem diese aufwachsen und eine immer dichtere Decke bilden, wird es den Dünenpflanzen zu eng; sie sterben allmählich ab und an ihre Stelle tritt die Vegetation der grauen (feststehenden) Dünen oder die Sandflur, in vielen Fällen die Zwergstrauchheide. (Näheres bei Warming, VII.)

G. Beck schildert die Vegetationen, die auf den in der Donau durch Hochwasser gebildeten Sandbänken nacheinander auftreten. Zuerst finden sich auf dem nackten feuchten Sande einige Kräuter ein (*Polygonum-* und *Chenopodium-*Arten), zwischen denen dann Samen von *Salix*, *Populus*, *Alnus* und *Myricaria Germanica* keimen. Darauf siedeln sich eine Menge anderer Kräuter an, besonders solche mit kriechenden Rhizomen, einige auf den feuchteren, andere auf den trockneren Stellen, und bilden eine »Wellsandflur«. Die Weiden, Pappeln, Erlen und andere Bäume wachsen inzwischen auf und bilden einen Buschwald, die »Weidenau«, die durch ihren Schatten die Kräuter unterdrückt. Aber wo sich Humus bilden kann, den das Hochwasser nicht wegführt, da werden Weiden und Erlen zurückgedrängt, und es entsteht ein ganz anderer, aus *Populus* und *Ulmus* bestehender Wald, die »Pappelau«.

Überall auf der Erde kann man an ähnlichen Standorten ähnliche Kämpfe beobachten. Es sei hier noch auf die von Stefánsson behandelte Entwicklung der Vegetation im Vatn-Thale auf Island hingewiesen, wo Schlamm und Sand in dem Flusse kleine Inseln bilden, die allmählich von *Eriophorum*, *Carex* und Gräsern besiedelt werden. Diese Pflanzen verdrängen einander nach und nach in einer bestimmten Reihenfolge.

Wie die Heidemoore auf Sandboden entstehen, hat Graebner geschildert: zuerst treten Cyanophyceen auf, deren Fäden den Sand bis zu 3 mm Tiefe durchweben; dann finden sich *Polytrichum juniperinum*, *Radiola linoides*, *Juncus capitatus* und andere ein- und mehrjährige Pflanzen ein, schließlich *Ledum*, *Calluna*, *Sphagnum* etc.

D i e M a r s c h b i l d u n g. An der Küste der Nordsee und an ähnlichen Stellen der Küsten des Kattegats und der Ostsee, wer-

den, wo es Ebbe und Flut, ferner Schutz gegen starken Wellenschlag giebt, während der Flut die mitgeführten, äußerst feinen, »Schlick« genannten Thon-, Sand- und Humusteilchen abgelagert. Die Vegetationen spielen bei dieser Landbildung eine wichtige Rolle, indem in dem tieferen Wasser der Watten zuerst Seegrasbestände (*Zostera marina*, S. 149), nach diesen in weniger tiefem Wasser *Salicornia herbacea* (S. 307) zwischen ihren Sprossen dem sich niederschlagenden Schlick und den sich festsetzenden Cyanophyceen (besonders *Microcoleus chthonoplastes*) Ruhe und Platz gewähren. Langsam wird der Boden höher; endlich ist er so hoch, daß die tägliche Flut ihn nicht überspülen kann. Dann wird die *Salicornia*-Zone von anderen Pflanzen erobert: nach und nach entwickeln sich *Glyceria*-, *Juncus Gerardi*- und andere Bestände aus der Klasse der Strandwiesen auf dem allmählich höher und trockner werdenden Boden. Über diese Zonen vgl. S. 307 ff. und Warming, VI und XIII. In den Strandwiesen leben keine Regenwürmer; aber wird eine solche Wiese eingedämmt und durch den Regen ausgewaschen, so geht ihr Rohhumusboden in Humusboden über, und die Regenwürmer finden sich ein (P. E. Müller). Im Laufe der Zeit wird der Boden der Strandwiesen gewiß immer ausgewaschen werden, und ihre Vegetation sich dann in Übereinstimmung damit verändern.

Die Entwicklungsgeschichte der Vegetation, die sich auf dem an der Rhonemündung gewonnenen neuen Boden einfindet, haben Flahault und Combre geschildert. Auf dem niedrigen, feuchten, salzreichen Alluviallande von Camargue siedelt sich zunächst *Arthrocnemum macrostachyum* an. Um diese Pflanze sammeln sich kleine Mengen von Sand und organischen Staubes und erhöhen den Boden in sehr geringem Maße. Bald schließen sich *Salicornia fruticosa*, *Atriplex portulacoides* und *Aeluropus litoralis* den ersten Rasen des *Arthrocnemum* an. Durch neues, angewehtes Material entstehen zwischen den niederliegenden Stengeln dieser Pflanzen kleine Erhöhungen von 2—3 m Durchmesser und 10 cm Höhe; es bildet sich etwas Humus. Das Regenwasser wäscht die Erhöhungen aus; es finden sich andere Pflanzen ein, auch einjährige. Die Vegetation kann in eine ganz andere übergehen, sogar Nadelhölzer (*Juniperus Phoenicea*, *Pinus Pinea*) in sich aufnehmen.

Neuer Boden tritt auch da auf, wo Senkungen des Wasserstandes Felsen bloßlegen, die sich bisher unter Wasser befanden.

Ein solcher Fall ist vom Mälar-See bekannt und von Callmé und Grevillius untersucht worden.

Vulkanische Ausbrüche können pflanzenlose Gebiete hervorbringen. Die Lavafelder Islands hatten selbstverständlich anfangs keine Vegetation. Wo sie pflanzenreich sind, beruht dieses auf der Beschaffenheit der Lava; einige sind noch jetzt äußerst pflanzenarm. Grönlund giebt an, daß auf den großen Lavafeldern bei Myvatn in dem nordöstlichen Island, die 1724—29 entstanden, oft nur Krustenflechten mit einzelnen Arten von *Gyrophora* und *Stereocaulon* wachsen; selbst Moose giebt es nur sehr wenige, besonders *Racomitrium lanuginosum.*

Die Verwüstung der Insel Krakatau im Jahre 1883 ist ein anderes Beispiel. Die Pflanzeneinwanderung wurde hier von Treub untersucht, der zu dem Ergebnis kam, daß die Asche und der Bimstein zuerst von einer dünnen Schicht Cyanophyceen (besonders *Lyngbya Verbeekiana* und *L. minutissima*) bedeckt wurden, die den Boden für die Keimung von Farnsporen, welche sich in Menge einfanden, zubereiteten. »Drei Jahre nach dem Ausbruche bestand die neue Flora von Krakatau fast allein aus Farnen. Die Phanerogamen fanden sich nur vereinzelt vor, hier und da an der Küste oder auf dem Berge.« Sie waren besonders durch Wasser und Vögel herbeigeführt worden. Beccari fand, daß der Vulkan Tamboro auf Sumbava, der 1815 vollständig urbar gemacht worden war, im Jahre 1874 von oben bis unten mit einem jungfräulichen Walde bedeckt war.

Anderswo sind es Bergstürze, Bergschlipfe oder menschliche Arbeiten, die den Felsenboden bloßlegen. In den Alpen und in vielen anderen Gebirgsländern sieht man gewaltige Gesteinsmassen mit einem bestimmten Neigungswinkel den Fuß der Berge umgeben: herabgestürzte Massen (Geröllhalden, Schuttkegel, Urer; vgl. S. 326). Der Entwicklungsgang ist in der Regel folgender. Zuerst finden sich Felsenpflanzen ein: Flechten, Algen und Moose (S. 215); ihre Rhizoiden dringen ins Gestein, je nach dessen Härte und Porosität, mehr oder weniger tief ein, und machen es mürbe. Ferner führen Regen und Wind auf und zwischen diese Pflanzen Staubteile hin, und schaffen in Verbindung mit den verwesenden Teilen der Pflanzen selbst einen spärlichen Humus, worauf jedoch höhere Pflanzen Fuß fassen können*).

*) Die meisten Geröllhalden können nicht als ganz neuer Boden bezeichnet werden, indem das Herabstürzen langsam vor sich geht und indem Humus

Es hängt von der Steilheit und der Verwitterungsfähigkeit des Bodens ab, wie reich die Vegetation wird. An den steilen Seiten bleibt die Vegetation offen und niedrig, wesentlich eine Thallophyten- und Moos-Vegetation (Felsenvegetation; S. 215); auf weniger steilem Boden, wo sich das Gestein bald mit Pflanzen und Humus bedeckt, entsteht oft schließlich ein Wald (vgl. S. 323). Bei Eisenach hatten Regengüsse tiefe Klüfte und ferner Grus-Terrassen gebildet. Auf diesen zeigte die Vegetation nach Senft folgenden Entwicklungsgang. Zuerst wurden die nackten Halden von Moosen (*Hypnum sericeum*, *Barbula muralis* u. a.) bekleidet, darauf folgten einige xerophile Gramineen (*Festuca ovina*, *Koeleria cristata* etc.) und Stauden mit flach streichenden Wurzeln (eine Vegetation trockner Stellen). Danach fanden sich andere xerophile Kräuter wie *Helianthemum annuum*, *Ononis spinosa* und *repens*, *Origanum vulgare*, *Anthyllis Vulneraria* u. a. ein, auch einige Sträucher wie *Crataegus*, *Juniperus* und *Viburnum Lantana*. Namentlich *Juniperus* bildete dichte Gebüsche. Als die Pflanzendecke so weit fortgeschritten war, siedelten sich mehrere andere Sträucher mit fleischigen Früchten an und bildeten in 12 Jahren ein undurchdringliches Gebüsch; endlich traten *Sorbus*, *Fagus* u. a. Bäume auf, und es entstand ein Wald. Der Boden wurde stets durch den Tod der früheren Bewohner verändert und verbessert; eine Vegetation unterdrückte die andere; zuletzt besiegte der Wald das Gebüsch, das sich schließlich nur am Waldsaume als Grenzzone erhalten konnte.

Flur- und Waldbrände. Neuer Boden ist natürlicherweise nicht immer ganz frei von Pflanzenkeimen. Es kommt wesentlich auf seine Entstehung an. So wird Boden, dessen Vegetation von Feuer verwüstet worden ist, hierdurch nie ganz sterilisiert worden sein; er wird Samen, lebende Wurzeln und Rhizome in großer Anzahl bewahren und hieraus neue Pflanzen hervorsprießen lassen. Jedoch wird die Pflanzendecke oft derart zerstört, daß eine wesentlich neue Vegetation einwandern kann. Ueber Prärie-, Savannen- und Waldbrände liegen in der Litteratur viele Mitteilungen vor (vgl. Warming, VIII).

---

mit Pflanzensamen u. ähnl. mitgeführt wird. In Norwegen werden solche Geröllhalden von einer Reliktenflora aus einer wärmeren Zeit bewohnt; aber wenn ein großer Bergsturz einen Abhang auf einmal verwüstet, so bedeckt sich dieser allmählich mit den gemeinen Arten der benachbarten Vereine (Blytt).

Tropische und subtropische Grasvegetationen (Steppen und Savannen) werden in allen Weltteilen von den Bewohnern absichtlich niedergebrannt, in einigen Gegenden wegen der Jagd, in anderen wegen des Viehes, indem man durch Abbrennen der alten, trocknen Gras- und Staudendecke schnell eine neue Grasflur hervorrufen will. Mehrere dieser Vereinsformen, namentlich die Savannen und die Prärieen, tragen, wie auf S. 263 und 260 erwähnt wurde, zerstreute Bäume. Es liegt der Gedanke nahe, daß wo ein Baum wachsen kann, viele Bäume gedeihen und einen Wald bilden können. Wenn nun thatsächlich kein Wald vorhanden ist, so hat man den Schluß gezogen, daß sein Mangel den Bränden zuzuschreiben sei. Miller Christie, Mayr (vgl. S. 260) und Redway (im Geogr. Journ. III, 1894) meinen, die Prärieen Nordamerikas seien baumlos, weil die Brände das Aufwachsen der Bäume verhindern, die Brände seien auch die Ursache dafür, daß Schnecken und Regenwürmer fehlen. Asa Gray hat die Ansicht ausgesprochen, daß es zwischen dem Boden, der genug Regen erhält, um einen Wald hervorzubringen, und dem, der hierzu zu wenig Regen empfängt, ein umstrittenes Gebiet gebe, wo verhältnismäßig schwache Ursachen entscheiden können, ob das Land Wald oder Prärie werden solle; hier hätten die Präriebrände viel zu bedeuten.

Über die Campos Brasiliens hat P. V. Lund folgende Meinung aufgestellt: sie seien Wald gewesen, den das Feuer in Savannen (Campos) umgewandelt hat. Reinhardt und Warming (VIII) sind anderer Ansicht, obgleich keiner von ihnen, namentlich nicht Warming, die große gestaltende Bedeutung der Brände leugnet.

Das Feuer ist eines der Mittel, womit der Mensch in die Naturverhältnisse eingreift, und tritt in allen Tropenländern direkt in den Dienst der Kultur, indem sich der Mensch hier gewöhnlich durch Fällen und Niederbrennen von Wäldern Kulturland verschafft (vgl. Warming, VIII, XIV). Solange der Boden kultiviert wird, was oft nur wenige Jahre der Fall ist, muß man beständig mit den wilden Pflanzen kämpfen, um die Kulturpflanzen zu schützen, unter anderem mit den Stamm- und Wurzelsprossen der alten Waldbäume. Kaum hat man den Boden sich selbst überlassen, so besetzen ihn die wilden Pflanzen. Zuerst siedeln sich eine Menge einjährige und andere Kräuter, ferner Sträucher an: eine schlichte, plebejische Unkrautvegetation, deren Samen und Früchte von allen Enden herbeifliegen oder durch Vögel hergeschafft werden. Es entsteht ein Verein, der

allmählich ein Unkrautgebüsch wird. Aber bald wachsen die Waldpflanzen aufs neue empor; sie sprießen aus Stämmen und Wurzeln hervor, vielleicht auch aus Samen, die im Waldboden verborgen lagen: nach einer Reihe von Jahren steht der Wald wieder da.

Nach Kihlman (I) hindern Waldbrände die Rottanne, sich in gewissen Gegenden der nordischen Waldzone auszubreiten. Die Kiefer haben sie erweislich aus Gebieten verdrängt, wo sie vorher reichlich vorhanden war. Je nördlicher die Gegenden liegen, desto größer ist der Einfluß der Waldbrände, weil die Samenreife schwieriger wird. Zwischen Kola und dem Imandra-See entdeckte Kihlman eine 3 km lange Erhöhung, die vor mehreren Jahren durch Feuer verwüstet worden war; die hier früher herrschenden Rottannen waren alle tot, standen aber noch da nebst einzelnen Kiefernbäumen, welche die Zerstörung überlebt hatten. Der Boden war im übrigen von einem jungen, schon ziemlich dichten Birkenbestande eingenommen, worin man vergeblich nach Nadelbäumen suchte. Es scheint, daß die Birke hier mit der Hilfe des Feuers die Rottanne verdrängen werde, weil ihre Samen leichter reifen. Hult schildert, wie mächtig die Waldbrände in Blekinge in den Kampf der Vegetationen eingreifen.

Krassnoff berichtet, daß er in den inneren Thälern des Altai 10—11 km längs abgebrannten Wäldern reiste. Obgleich es lange her war, seit das Feuer hier gewütet hatte, war doch kein neuer Wald entstanden, sondern es wogte hier ein mehrere Fuß hohes Meer von Kräutern, und zwar von solchen, die keinen Rasen bilden: *Helleborus*, *Aconitum*, *Thalictrum*, *Ligularia*, *Paeonia*, *Pedicularis* etc. Der Wald scheint hier durch eine ganz andere Vereinsklasse verdrängt zu werden.

Auch die Heidebrände in Dänemark geben uns Beispiele für die Bildung neuen Bodens. Obgleich keine Einzelheiten über die Kämpfe vorliegen, die zwischen den nacheinander aufwachsenden Arten stattfinden, so ist doch sicher, daß eine Entwicklung der Vegetation eintritt und daß die zuerst auftretende Vegetation von der späteren verschieden ist; zuletzt erobert *Calluna* das verlorene Gebiet zurück. Moorbrände geben eine andere Gelegenheit, Kämpfe der Vegetationen zu beobachten; nach ihnen finden sich zunächst *Senecio silvaticus* und *Chamaenerium angustifolium* ein. Die Namen Ildmärke und firewood dieser Art weisen darauf hin, daß sie sowohl in Dänemark als in Amerika zu den Pflanzen gehört, die sich an Brandstellen zuerst ansiedeln.

Hier sei an die durch den Plaggenhieb hervorgebrachte Bloßlegung neuen Bodens erinnert. Nachdem die Heidesträucher mit der oberen Bodenschicht abgestochen worden waren, um als Streu oder zur Aufsaugung von Dünger benutzt zu werden, überzieht sich der bloße Boden zunächst mit Moosen (*Polytrichum*) und einjährigen kleinen Kräutern (*Radiola*, *Centunculus*, *Cicendia*), zwischen denen Heidekrautkeimpflanzen, oft auch junge Bäume, besonders Birken und Kiefern, aufgehen (Focke).

In eigentümlicher Weise entsteht ein neuer Boden da, wo die alte Vegetation von selbst abstirbt. Dieses geschieht bei der *Calluna*-Heide, indem, wie es sowohl aus Jütland als auch (nach Graebner) aus Norddeutschland bekannt ist, *Calluna* nur 10—20 Jahre lebt und dann an Altersschwäche stirbt. Wenn die *Calluna*-Pflanzen auf großen Gebieten gleichzeitig absterben, weil sie dasselbe Alter erreicht haben, so tritt ein bloßer Boden auf, und die Heide verjüngt sich dann durch Keimpflanzen.

Ähnlich wird auf allen anderen Stellen, wo eine alte Vegetationsdecke zerrissen wird, ein neuer und von dem alten verschiedener Verein auftreten, der jedoch in der Regel wieder von dem früheren verdrängt werden wird. Wo der Wind in die alte, lange bewachsene feststehende Düne ein Loch reißt, wächst eine andere Vegetation empor; besonders ist dann wieder für den Helm Platz. Wo das Wasser auf den Matten der mehrjährigen Kräuter der Strandwiesen (S. 307) offene Stellen bildet, findet sich gleichfalls eine andere, wesentlich aus einjährigen Halophyten (*Salicornia*, *Suaeda maritima* u. a.) bestehende Vegetation ein. Wo eine Lawine in einem Walde einen baumlosen Streifen gebildet hat, stellt sich eine ganz andere Pflanzendecke ein.

Ein neuer Boden, der schnell von einer Schar von Pflanzen besiedelt wird, die wesentlich Unkräuter sind, erscheint nicht nur in dem auf S. 358 genannten Falle, sondern überhaupt da, wo bisher bebautes Land sich selbst überlassen wird. Man sieht dieses z. B. auf den Feldern Jütlands, wenn der magere Boden, der einen dürftigen Getreideertrag geliefert hat, unbenutzt liegt und allmählich zur Heide wird. Man beobachtet es ferner in Blekinge, wo nach den mustergültigen Untersuchungen Hults der neue Boden zuerst von Unkräutern und Pflanzen mit leicht fliegenden Samen bedeckt wird; nach einigen Jahren ist das Feld eine ziemlich artenreiche Gras-



flur geworden (mit 40—60 Arten Blütenpflanzen), und die Unkräuter sind verschwunden. Dann finden sich Bäume und Sträucher ein; es entsteht ein Wald. Auf magerem Boden erobert das Heidekraut die Flur, kann aber vom Walde verdrängt werden.

Man beobachtet allenthalben denselben Kampf; nur ein Beispiel sei noch angeführt. Wenn man auf Corsica einen kultivierten Boden, der früher mit einer Macchia bedeckt war, sich selbst überläßt, so finden sich zuerst Kräuter ein: *Papaver hybridum, Helianthemum guttatum, Trifolium agrarium, Galactites tomentosa, Jasione montana* u. a. (vgl. Fliche, 1888). Nach einigen Jahren verdrängt *Cistus Monspeliensis* diese Krautvegetation. Aber nach und nach kehrt die Macchien-Vegetation zurück: zuerst siedelt sich *Daphne Gnidium* an, dann folgen die anderen Arten; *Cistus Monspeliensis* wird schließlich auf den Platz zurückgedrängt, der ihm in der Macchia zukommt.

Es ist schwierig, schon jetzt etwas Allgemeines über die auf einem neuen Boden auftretende Vegetation zu sagen, weil es darüber wenige eingehende Untersuchungen giebt; jedoch scheint folgendes aus diesen hervorzugehen (vgl. Hult, II; Grevillius, I; u. a.).

1. Die erste Vegetation ist offen. Es vergeht immer einige Zeit, bevor sich eine zusammenhängende Vegetationsdecke bildet. Die Individuen stehen anfangs sehr zerstreut, aber allmählich wird ihre Menge größer.

2. Die Artenzahl ist anfangs gering, wächst jedoch und ist nach Verlauf einer gewissen Zeit größer als später, indem viele Arten anfänglich einen günstigen Platz finden, aber später verdrängt werden, wenn sich die Decke schließt und sich tyrannischere Arten eingefunden haben. Verschiedene Teile des neu bewachsenen Geländes werden sich oft sehr ungleichartig mit Pflanzen bedecken. Allmählich wird die Vegetation gleichartiger und artenärmer.

3. Sehr oft werden ein- und zweijährige Arten zuerst viel zahlreicher als später sein, indem sie auf dem offenen Gelände günstigere Bedingungen finden als auf dem bedeckten; viele werden der Unkrautflora der Gegend angehören. Darauf werden die mehrjährigen Kräuter oder die Holzpflanzen überwiegen.

4. Die zuerst einwandernden Arten werden die sein, welche in der Nähe vorkommen und die besten Mittel für die Verbreitung durch Wind oder Vögel haben. Die Geröllhalden der Alpen werden zuerst

von Arten mit fliegenden Samen besiedelt (Kerner, I). Wird in Norwegen ein Nadelwald zerstört, so wandern zuerst Birke und Pappel (fliegende Früchte und Samen) nebst *Sorbus* (Beeren) ein (Blytt in Bot. Jahrb. Bd. VIII; vgl. auch Hult).

5. Handelt es sich um die Einwanderung von Bäumen, so werden die Lichtbäume oft vor den Schatten ertragenden erscheinen; das Umgekehrte kann nicht stattfinden.

6. Die Ausbildung zu ausgeprägten Vereinen geht allmählich vor sich. Die ersten, miteinander gemischten Individuen gehören in Wirklichkeit zu verschiedenen natürlichen Vereinen, die sich erst nach und nach auf die passendsten Standorte verteilen. Man kann demnach von Anfangs-, Übergangs- und Schlußvereinen sprechen.

Von dem Angeführten giebt es natürlich Ausnahmen, wie nachstehendes zeigt.

Einjährige Pflanzen können später einen günstigeren Boden erlangen als anfangs. Fliche hat eine gedankenreiche Schilderung der Veränderungen gegeben, die im Laufe der Zeit mit den jungen Waldpflanzungen bei Champfêtu vor sich gingen. Zuerst war der junge Wald so hell, daß eine kräftige, dichte Vegetation mehrjähriger, geselliger Arten nebst Moosen auftreten konnte. Nach und nach vermehrte sich die Anzahl der Holzpflanzenarten; *Quercus*, *Carpinus* und *Fagus* überwuchsen die anderen, schwächten oder unterdrückten die Bodenvegetation. Da sich der Boden gleichzeitig veränderte, je nach der Menge des Waldabfalles in verschiedener Weise, so fanden die einjährigen Arten in diesem gemischten Walde immer günstigere Standorte.

Die Fähigkeit der Arten sich auszubreiten hängt nicht nur von der Beschaffenheit der Verbreitungsmittel, sondern auch von anderen Verhältnissen ab. In der Regel wird man geneigt sein, die Geschwindigkeit, womit die Wanderungen vor sich gehen, zu überschätzen. Der genannte, vortreffliche französische Forstbotaniker Fliche hat bei dem Studium eines besonderen Standortes folgende Ergebnisse über die Geschwindigkeit, womit gewisse Arten wandern, erhalten. Die größte Entfernung, bis wohin die Samen geführt werden, ist für *Fagus silvatica* 500—600 m, für *Castanea sativa* 500 bis 550 m, für *Pinus silvestris* 115 m, für *Sorbus aucuparia* 1400 bis 2100 m. Diese Entfernungen sind kurz; die fleischigen Früchte

des *Sorbus* zeigen die größte, die geflügelten Samen der Kiefer die kleinste, obgleich diese für lange Wanderungen am besten ausgestattet zu sein scheinen. Mit Rücksicht auf das Alter, wann jene Bäume Früchte tragen, berechnete Fliche, daß sie für die Wanderung von Nancy nach Paris (280 km) 18640, 12925, 48680 und 1330—2000 Jahre brauchen würden. Selbstverständlich sind diese Zahlen mit Vorsicht zu benutzen; soviel scheint jedoch aus ihnen hervorzugehen, daß Wanderungen erstaunlich langsam erfolgen; sie sind beachtenswert, zumal da wenige Untersuchungen auf diesem Gebiete vorliegen.

Die Erfahrungen der Landwirte weisen auf ähnliche Verhältnisse hin. Auf eingedämmten und trocken gelegten Gebieten kann erst nach einer langen Reihe von Jahren eine zusammenhängende Pflanzendecke entstehen, wenn der Mensch nicht durch Aussaat von Gräsern nachhilft. Gewisse leicht fliegende Arten siedeln sich zuerst an. Nach Mayr ist das Prärieengebiet Nordamerikas nur etwa 500 km breit, und doch giebt es nicht eine einzige Baumart, die der atlantischen und der pacifischen Flora gemeinsam wäre, abgesehen von solchen nordischen Arten, welche die Prärieen im Norden umgehen können. Dieses zeigt, wie schwierig es für Vögel und Wind ist, Samen durch weite Entfernungen, jedenfalls über Land, zu tragen. Hult kam bei dem Studium der Moose Finlands zu ähnlichen Ergebnissen: die Wanderungen gehen sehr langsam vor sich und werden durch die säkularen klimatischen und die geologischen Veränderungen reguliert.

Alphonse de Candolle hat in Übereinstimmung hiermit nachgewiesen, daß in den Alpen gewisse Gebiete verhältnismäßig weit pflanzenreicher als andere sind, weil jene Gegenden in der Eiszeit nicht mit Eis bedeckt waren oder weil sie früher als die anderen eisfrei wurden. In derselben Weise scheinen die uralten Gebiete Südamerikas (namentlich das Hochland Brasiliens und Guayana) weit artenreicher zu sein als die jüngeren (die Pampas und die Savannen). Innerhalb jener Gebiete ist wiederum die Waldvegetation viel artenreicher als die Savannen. Ob dieses darauf beruhe, daß sie älter sei als diese, oder darauf, daß die günstigeren Vegetationsverhältnisse die Artenbildung mehr als auf diesen gefördert hätten, ist noch unentschieden (Warming, IX).

Über die Meere werden die Vögel Samen in weite Ferne eher

forttragen können, als über Land, weil sie dort keine Ruhepunkte finden, wo sie sich niederlassen und die Samen verlieren können. Daß die Meeresströmungen Samen weit fortführen können, ist gewiß (Näheres bei Warming, V; Hemsley; Schimper, V).

3. Kap. Durch langsame Veränderungen auf bewachsenem Boden hervorgerufene Vegetationsveränderungen.

Die in dem vorigen Kapitel behandelten Kämpfe sind teilweise Kämpfe zwischen verschiedenen Vereinen, bei denen ein Verein dem anderen den Boden vorbereitet und sozusagen beständig an seinem eigenen Untergange arbeitet (vgl. z. B. die Marschbildung, den Übergang der wandernden Dünen zu den feststehenden Dünen, etc.). Bei allen langsamen Veränderungen in der Natur eines Standortes (es sind in den allermeisten Fällen Veränderungen im Wassergehalte) entstehen Kämpfe, die zum Teil Beispiele für dasselbe bieten, so in folgenden Fällen.

Kämpfe in süßen Gewässern. Außer *Salicornia* und *Zostera* wirken viele andere Pflanzen als Schlammfänger. Wassermoose, Algen u. a. Süßwasserpflanzen fangen in Flüssen und Seeen zwischen einander Sand und Schlamm auf. In den süßen Gewässern Europas findet ein Entwicklungsgang statt, der in den Grundzügen folgender ist. Die Pflanzen sind hier in Zonen verteilt, die teils von der Wassertiefe, teils von der Art des Bodens abhängen. In tieferem Wasser herrschen neben dem Plankton namentlich die Limnäen-Vereine (S. 150); unter dem Wasser breiten sich *Myriophyllum*, *Characeae* u. a. aus, auf der Wasseroberfläche die Schwimmblätter von *Potamogeton*, *Nuphar* und *Ranunculus*. Näher nach dem Ufer beginnt in seichterem Wasser die Sumpfvegetation; ganz außen herrscht die Rohr-Vegetation, die von den höchsten und kräftigsten Arten, von *Scirpus lacuster*, *Phragmites* u. a., gebildet wird (vgl. S. 162). Die Reste aller dieser Vegetationen werden im Laufe der Zeit nebst anorganischen Teilen, die durch Wasserströmungen und Wind herbeigeführt werden, auf dem Boden des Wassers aufgehäuft, und dieser wird nach und nach höher. Dadurch wird anderen Sumpfpflanzen Platz bereitet, die nur in seichterem Wasser wachsen können, z. B. *Sium latifolium*, *Carices*, *Ranunculus Lingua*, *Menyanthes*, *Lythrum*, *Oenanthe Phellandrium*, *Iris*, *Butomus*, *Acorus*, *Equisetum*

limosum. Allmählich gehen die Rohrsümpfe in Sumpfmoore über (S. 164): das Wasserbecken wächst durch *Carices* u. a. Sumpfmoorpflanzen zu. Wenn diese so hoch aufgewachsen sind, daß das Wasser bis zum Wasserspiegel oder über diesen hinaus mit Pflanzen und Pflanzenresten erfüllt ist, so finden sich auf dem torfhaltigen Sumpfboden mehrere Gräser, ferner monokotyle und dikotyle Kräuter ein: es entsteht eine Wiese, die jedoch gewiß meistens mit Gebüsch (z. B. mit Weiden- und Erlengebüsch) und mit Wald bedeckt werden wird, wenn die Natur nicht vom Menschen gestört wird (S. 318).

Es ist nicht notwendig, daß die Entwicklung zuletzt gerade so, wie es eben angeführt wurde, vor sich geht. Die Sumpfmoore können in Sphagnummoore übergehen, indem sich verschiedene *Sphagna* ansiedeln und diese die Entwicklung fortsetzen (S. 168); das Sphagnummoor baut sich oben auf dem Sumpfmoore auf, immer höher, hoch über dem Stande des Grundwassers. Auch dabei braucht die Entwicklung nicht stehen zu bleiben. Der trocknere Boden wird für andere Pflanzen, namentlich für Holzpflanzen, passend; das Sphagnummoor bereitet dem *Calluna*-Moor den Weg, indem *Calluna*, *Vaccinium*-Arten und andere Bicornes auf der trockneren Oberfläche einwandern (S. 169). Nach Steenstrup (I) geschieht dieses immer auf bestimmte Art. Zuerst finden sich *Rhynchospora alba*, *Carex limosa*, *Andromeda Polifolia* auf den halb oder ganz abgestorbenen Moosflecken ein; danach kommen *Scirpus caespitosus*, *Eriophorum angustifolium*, *Oxycoccus palustris*. Diese werden von *Erica* abgelöst, die während der beständig zunehmenden Trockenheit zuletzt von *Calluna* verdrängt wird. Ein solches *Calluna*-Moor ist das etwa 2 Quadratmeilen große Wildmoor in Nordjütland. Zuletzt kann das *Calluna*-Moor in Wald übergehen, indem sich *Betula* und *Pinus silvestris* einfinden (S. 284). Wird der Boden trocken gelegt, etwa künstlich, so treten an die Stelle jener Bäume andere, z. B. *Picea excelsa* und *Quercus*. — Über diese und ähnliche Entwicklungsgeschichten vgl. Klinge, Steenstrup, Kerner (I), Hult (I), Pokorny, Magnin, Stebler und Schröter, Weber (III).

Ein etwas anderes Bild bietet die Entwicklung natürlich dort dar, wo sich der Wasserspiegel plötzlich bedeutend senkt. Feilberg (II) führt hierfür ein Beispiel an. Die ursprüngliche Sumpfvegetation im Söborg See auf Seeland mit *Menyanthes*, *Phragmites*, *Equisetum limosum* u. a. wurde zuerst von *Carex acutiformis*, *Agrostis stolonifera*, *Poa trivialis* abgelöst; bei fortgesetzter Abnahme der

Feuchtigkeit eroberte *Poa pratensis* große Gebiete, wurde jedoch allmählich von *Festuca rubra* verdrängt. Greift dann die Kultur ein, indem der Untergrund gelockert und der Boden mit einer dünnen Schicht sandigen Thones bedeckt wird etc., so wandern die guten Futtergräser (*Dactylis*, *Festuca elatior*, *Poa trivialis* u. a.) und *Trifolium repens* ein.

Auf dem nordeuropäischen Moränenboden bildeten sich viele Moore in kleinen Seeen und Wasseransammlungen, die aus der Eiszeit stammen. Unter dem Moore findet man eine dünne Thonschicht, die durch Ausschlämmen der umgebenden Höhen entstanden ist und worin die subglaciale Tundrenvegetation, die in dem Lande gleich nach der Eiszeit auftrat (die Dryasvegetation: *Dryas octopetala*, *Salix reticulata*, *S. polaris*, *Betula nana*, *Oxyria digyna*, *Arctostaphylos alpina*, *Polygonum viviparum* u. a.), zahlreiche Reste abgelagert hat. Diese fossilen Reste wurden 1870 von Nathorst in Schonen, später in Dänemark u. v. a. Ländern entdeckt. In den Wasserbecken fand folgende Entwicklung statt. Die Limnäen-Vegetation entwickelte sich zuerst, und an ihrem Rande begannen sich Rohrsümpfe oder auch Moorbildungen (*Sphagnum*, *Hypnum*) in dem Wasser auszubreiten. Allmählich schritt die Entwicklung vom Rande nach der Mitte des Beckens in der Form eines schwimmenden Sphagnummoores (dänisch: Hängesäk) vor, worauf *Eriophorum*, *Carices* u. v. a. Pflanzen wuchsen. Die umgebenden Höhen erhielten, indem das Klima milder wurde, Baumvegetationen in folgender Reihenfolge: *Populus*, *Betula*, *Pinus* und *Quercus* (S. 170). Stämme dieser Bäume wurden vom Winde umgeworfen und im Moore nebst Blättern, Früchten u. s. w. begraben: es entstanden die namentlich in Nord-Seeland häufigen, baumreichen Waldmoore. Auf ihrer Oberfläche tragen diese oft eine Sumpf- oder Sphagnumvegetation; aber viele sind von Wiesen bedeckt oder in neuerer Zeit, nachdem die Kultur sie mit Beschlag belegt hatte, selbst von Weiden und Getreidefeldern.

Es giebt selbstverständlich viele andere Formen des Verwachsens der Wasserbecken, die teils nicht näher untersucht worden sind, teils hier nicht erwähnt werden können. In Torfgruben z. B. sieht man bisweilen Rhizome oder sogar wagerecht liegende Assimilationssprosse des *Equisetum limosum* von den Wänden oder Rändern der Gruben nach der Mitte wachsen und allmählich anderen Pflanzen den Weg bahnen.

Im großen und ganzen ist die Entwicklung der Vegetationen in Dänemark und vielen anderen Ländern in den letzten Jahrhunderten und vielleicht in Jahrtausenden in der Richtung der Trockenlegung vor sich gegangen und geht noch in dieser Richtung vor sich. Die Wasservegetationen unterliegen, Seeen und Dämme verschwinden, die Wasserläufe werden eingeschränkt; darüber liegen viele historische, archäologische und geologische Zeugnisse vor. Das Verwachsen der dänischen Seeen hängt von der Windrichtung ab, worauf schon Forchhammer vor Jahrzehnten aufmerksam gemacht hat. Klinge hat in den russischen Ostseeprovinzen dieselbe Abhängigkeit beobachtet. Die westlichen Ufer der Seeen sind meist seicht, flach und sumpfig, während die östlichen Ufer aus steilen, steinigen Abhängen bestehen. Der Grund hierfür ist der, daß es an den westlichen Ufern der Seeen gegen die herrschenden südwestlichen und westlichen Winde mehr Schutz und Ruhe giebt als an den östlichen Ufern, wo der Wellenschlag das Verwachsen hindert. An den westlichen Ufern kann die Sumpfvegetation daher vorrücken, sie weichen immer weiter zurück, während sich die östlichen Ufer vielmehr landeinwärts bewegen.

Noch ein anziehendes Beispiel für die Landbildung durch die Arbeit der Vegetation und für die damit einhergehende Ablösung einer Vegetation durch eine andere sei angeführt: nämlich die Arbeit der Mangrovenvegetation (S. 299). Die äußerste Zone bilden die *Rhizophora*-Arten. Tausende ihrer Luftwurzeln schwächen die Macht des Wellenschlages; herbeigeführte organische und andere Teile sammeln sich hier und schlagen sich nieder. Dadurch bereiten die Rhizophoren den Boden für andere Pflanzen der Mangrovenvegetation vor, die nicht so tief in das Meer hinausgehen können. Landeinwärts, auf trocknem Boden, geht diese endlich in die xerophilen Strandwälder, z. B. in die *Barringtonia*-Wälder, über (S. 306). So rückt die Mangrovenvegetation an günstigen Stellen immer weiter in das Meer hinein.

Eine eigentümliche, durch steigende Trockenheit hervorgerufene Entwicklungsgeschichte ist aus Lappland bekannt (Kihlman, I). Hier unterliegen die Sphagnummoore bei steigender Trockenheit folgenden Veränderungen. Die *Sphagnum*-Moose sterben allmählich ab, indem ihre Rasen von anderen Moosen, die geringere Feuchtigkeit verlangen, und namentlich von Flechten überwachsen werden. Zuerst treten Strauchflechten und einige Zwergsträucher auf (Flechtenheide). In

einem späteren Stadium werden sowohl jene als auch diese kränklich und gehen aus; gleichzeitig kommen die grauweißen Flecken der *Lecanora tartarea* zum Vorschein und überdecken nach und nach alles mit ihren spröden, rissigen Krusten, durch welche schwächliche Zweige von *Empetrum*, *Vaccinium Myrtillus*, *Ledum* u. a. hervorragen. In verschiedenen Gegenden Lapplands sind die am höchsten liegenden Teile der wellenförmigen Moosdecke mit diesen Krusten wie mit Leichentüchern überzogen. Übrigens ist die Entwicklung hiermit nicht immer abgeschlossen; indem die begrabenen Pflanzen allmählich verwesen und erdig werden, verliert die *Lecanora*-Kruste ihre sichere Befestigung. Die durch Frost oder Trockenheit gebildeten Risse bieten dem Winde Angriffspunkte; bald wird die Kruste zerrissen. Der schwarze Torf liegt dann für jede Vegetation offen; aber der Zusammenhang seiner Teile ist zu gering, als daß sich eine Vegetation dauernd niederlassen könnte. Die Stürme wühlen unaufhörlich in den losen Massen, graben in ihnen große Löcher ganz wie in den Sanddünen, und es entstehen Mullwehen (S. 69). Im Grunde und auf den Seiten der Löcher, die oft bis zu dem alten Moränenboden hinabreichen, kann sich dann eine neue Vegetation ansiedeln.

Das Vorhergehende hat schon mehrere Beispiele für die hervorragende Rolle geliefert, welche die Höhe des Grundwassers oder das Niveau, bis zu dem das Wasser steigen kann, spielen. Es kann jedoch nicht genug hervorgehoben werden, daß der Wassergehalt des Bodens von allergrößter Bedeutung ist und daß äußerst geringe, fast unmerkliche Unterschiede dieses Gehaltes oft einen entscheidenden Einfluß ausüben (S. 46 ff.).

Die besprochenen Beispiele zeigten Übergänge von hydrophilen zu mesophilen oder xerophilen Vereinen. Den umgekehrten Entwicklungsgang kann man finden, wenn der Wasserreichtum des Bodens aus irgend einem Grunde steigt. Nach Blytts bekannter Theorie wechseln trockne und feuchte Zeiträume von großer Länge miteinander ab, und in Übereinstimmung hiermit sollen die Moore wechselnde Schichten von Baumstämmen, die auf dem Moore während der trocknen Zeiten wuchsen, und von Moos aufweisen, das aus den feuchten Zeiten stammt, in denen die Waldvegetation zurückgedrängt worden war.

Die großen Moore Norddeutschlands sind angeblich nach einer Versumpfung der ursprünglich mit Wald bedeckten großen Flächen

entstanden. — In Nordamerika sollen durch Biberwohnungen hervorgerufene Überschwemmungen vorkommen: ein Beispiel für das Eingreifen der Tiere.

Alle anderen Veränderungen, die in den Naturverhältnissen des einen oder des anderen Standortes eintreten, werden dieselben Folgen haben: nämlich Veränderungen in der Vegetation dadurch, daß gewisse Arten nun in stand gesetzt werden, die älteren zu verdrängen. Diese Veränderungen können von sehr verschiedener Art und überaus langsam, für uns fast unmerklich sein. Welche Faktoren in der Entwicklung der Vegetation die wichtigste Rolle spielen, ist sehr oft außerordentlich schwierig zu entscheiden, und gewöhnlich ist es nicht ein einzelner Faktor, sondern es sind eine ganze Reihe Faktoren, die ineinander eingreifen und zusammenwirken.

Die Veränderung in dem Wasserstande und dem Wassergehalte des Bodens ist ein Faktor, wie wir gesehen haben; die Veränderung in der chemischen Natur des Bodens ist ein anderer. Es wurde S. 256 erwähnt, daß Steppe und Wald in Rußland miteinander kämpfen; wenn Tanfiljew Recht hat, so ist das langsame, aber beständig fortschreitende Auswaschen des Bodens der Grund für den Sieg des Waldes.

Auch in Mitteleuropa gab es einmal Steppen, nämlich nach der Tundrenperiode, die der Eiszeit folgte (Nehring); diese Steppen wurden später zu Wäldern. Die Gründe für diese Veränderung der Vegetation sind wohl noch nicht nachgewiesen, müssen aber gewiß zunächst in klimatischen und physikalisch-geographischen Änderungen gesucht werden. In späterer Zeit haben die Wälder auf weiten Gebieten dem Ackerlande weichen müssen.

In den W ä l d e r n selbst ist ein A r t e n w e c h s e l eingetreten, der noch gegenwärtig fortdauert. Steenstrups Mooruntersuchungen (1841) lehrten uns, daß in Dänemark eine Vegetation der anderen folgte (S. 170 und 365). Später ergänzte Nathorst (1870) diese Untersuchungen, indem er die arktische Tundrenvegetation unter den Mooren entdeckte, und Vaupell (1857) hat die neuesten Phasen des Kampfes klar gelegt: nämlich den zwischen Eiche und Rotbuche. Hier sei ferner auf P. E. Müllers Studien (I) über den Kampf zwischen Wald und Zwergstrauchheide hingewiesen.

Welche Ursachen diese durch Jahrtausende fortgesetzten Veränderungen der Vegetationen haben, ist schwierig zu sagen. Es haben offenbar mehrere Faktoren zusammengewirkt. Klimatische Verände-

rungen haben eine wichtige Rolle gespielt (das im ganzen milder werdende Klima). Daß eine säkulare, großartige Wechselwirtschaft stattfinden sollte, daß die eine Art den Boden für die nachfolgende passender und für sich selbst weniger passend machen würde, ebenso wie dieses gewisse niedrige Organismen thun, ist nicht wahrscheinlich. Jedoch wird eine fortgesetzte Verbesserung des Bodens durch Anhäufen von Humus die anspruchsvolleren Arten auf Kosten der zuerst auftretenden genügsamen Arten begünstigen; zu den anspruchsvolleren Waldbäumen gehören Eiche und Rotbuche, während Birke und Kiefer genügsam sind. Es kann nicht zweifelhaft sein, daß auch das verschiedene Verhältnis der Bäume zum Lichte (vgl. S. 15) eine wichtige Rolle gespielt hat. Für die Kämpfe zwischen Eiche und Rotbuche in Dänemark ist ferner die Thätigkeit des Menschen (fällen von Bäumen, trocken legen und Graben ziehen) von Bedeutung gewesen und hat der Rotbuche fortgeholfen, so daß sich die Eiche nur an den feuchteren Stellen und in den mageren Gegenden Jütlands hat halten können. An diesen Stellen gedeiht die Buche nicht gut, sie erreicht eine geringere Höhe und reift die Samen schlecht; dadurch erhält die Eiche das Übergewicht. Auf Sandboden bildet die Buche überdies leicht Rohhumus und wird außer stande, sich zu verjüngen.

In einer Reihe von Jahrhunderten ist die *Calluna*-Heide in Dänemark und Norddeutschland auf Kosten der Wälder vorgedrungen. Jütland war früher von Eichenwäldern bedeckt, vielleicht sogar ein zusammenhängender Wald; nun sind die Eichengestrüppe der Heiden fast die einzigen Erinnerungszeichen des Waldes. Rücksichtsloses und unkundiges Holzfällen, die Benutzung des Holzes zu der in Jütland im Mittelalter in großem Maßstabe betriebenen Gewinnung von Eisen aus Raseneisenstein und der Westwind haben den Wald ausgerottet. Sobald der Boden austrocknet, entsteht eine Decke von Rohhumus, und die Vegetation verändert sich, wie P. E. Müller nachgewiesen hat. Die Regenwürmer verschwinden, die Erde wird fester. In der Rohhumusschicht entstehen Humussäuren, und in dem Untergrunde infolge der ausschlämmenden Wirkung des Regenwassers die bekannten Schichten des Bleisandes und des Ortsteines. Die Bodenvegetation des Waldes wird gleichzeitig eine ganz andere. In dem humusreichen Buchenwalde wächst die S. 330 ff. besprochene Vegetation von *Anemone*, *Corydalis*, *Asperula odorata* etc. Wird der

Boden Rohhumus, so wandert die S. 332 erwähnte Vegetation von *Deschampsia, Trientalis, Maianthemum* etc. ein, und der Boden ist für *Calluna vulgaris* besonders gut passend. Allmählich wandert diese ein, und wandelt, da die natürliche Verjüngung der Buche auf diesem Boden unmöglich wird, die Vegetation in eine Heide um (S. 235). Diese Veränderung geht besonders auf den windigen Hügeln und auf den Westseiten der Wälder vor sich.

Sowohl der Eichenwald als auch der Buchenwald unterliegen in dem Kampfe mit dem Heidekraute, wenn das Holzfällen in ihnen dem Winde Spielraum verschafft.

Eine Entwicklung in entgegengesetzter Richtung geht vor sich, wo die *Calluna*-Heide überrieselt wird. Schon ein Jahr nach dem Beginne der Überrieselung geht das Heidekraut aus, und nach Verlauf von 3 Jahren kann die Heide von einem Grasteppich abgelöst und der Boden nun von Regenwürmern bewohnt sein.

4. Kap. Vegetationsveränderungen ohne Veränderungen im Klima oder im Boden.

Es ist durch viele Thatsachen bewiesen worden, daß es viele Arten giebt, die noch wandern und durchaus nicht die Verbreitung erlangt haben, welche Boden, Klima, das eigene Wanderungsvermögen und andere Verhältnisse zulassen. Solche Arten werden in vielen Vereinen siegreich aus dem Kampfe hervorgehen können, ohne daß Veränderungen in den Verhältnissen der leblosen Natur einzutreten brauchen. So wurden S. 261 die Scharen europäischer Pflanzen erwähnt, die in Argentinien eingewandert sind und hier stellenweise die ursprüngliche Vegetation verdrängt haben. Anderseits sind Pflanzen von Amerika nach Europa eingewandert und haben stellenweise unsere ursprünglichen Arten verdrängt; nordamerikanische Einwanderer sind *Elodea Canadensis* in unseren süßen Gewässern, *Opuntia* und *Agave Americana* in den Mittelmeerländern, und mehrere Unkräuter (*Oenothera biennis, Erigeron Canadensis* etc.). Es ist natürlich notwendig, daß Klima und Boden für die einwandernden Pflanzen passen; sonst gelingt ihnen ihr Eindringen nicht, selbst wenn der Mensch sie beschützt, was z. B. aus mislungenen Versuchen, Bäume einzuführen, hervorgeht. Eine Art, die offenbar noch jetzt nach Westen wandert, ist die Rottanne (*Picea excelsa*). Sie ist auf

der skandinavischen Halbinsel von Osten eingewandert und nach Süden vorgedrungen, hat aber Südschweden und Dänemark noch nicht erreicht. An mehreren Stellen ist sie in Norwegen durch die Pässe eingedrungen und hat die Kiefer verdrängt, hat jedoch nicht überallhin gelangen können, so daß ihre Verbreitung merkwürdige Lücken zeigt. Daß sie die Kiefer besiegen kann, beruht besonders auf ihrer größeren Abhärtung und ihrer Fähigkeit, Schatten zu ertragen (Näheres bei G. Andersson).

Auf jedem Gebiete gehen ganz gewiß langsame, für uns vielleicht nur in großen Zeiträumen wahrnehmbare Vegetationsveränderungen vor sich, die durch die Kämpfe zwischen den Arten entstehen, ohne daß gewöhnlich die physikalischen Verhältnisse verändert werden. Man muß diese Überzeugung gewinnen, wenn man sieht, wie die Vegetationen in einer langen Reihe aufeinander folgen können, nachdem einmal ein Gebiet neuen Bodens bloßgelegt worden war. Es kann auf das von Hult geschilderte Gebiet von Blekinge in Südschweden hingewiesen werden, dessen meiste »Vegetationsformationen nur Zwischenstadien für einige wenige Schlußglieder sind, deren Verteilung über das Gebiet schließlich vom Boden bestimmt wird«. Man muß jedoch annehmen, daß die besprochenen Kämpfe in sehr alten Ländern selten seien, deren Vegetation nicht in nennenswertem Grade von Menschen oder Tieren beeinflusst wird und die in sehr langen Zeiträumen der Einwanderung von Arten aus den Nachbarländern ausgesetzt gewesen sind; hier muß ein gewisser Gleichgewichtszustand erreicht werden. Denn die allermeisten Vegetationsveränderungen, die wir eintreten sehen, z. B. die vielen Veränderungen in der Waldvegetation, von denen aus den verschiedensten Gegenden der Erde berichtet wird, wurden sicherlich durch physikalische Veränderungen verursacht, die in neuerer Zeit stattgefunden hatten, namentlich durch Veränderungen, welche die Zerstörung des Waldes durch den Menschen hervorgerufen hatte. Einige Veränderungen in der Natur der Wälder werden wohl einfach durch die Einwanderung neuer Arten verursacht; vielleicht sind so die Waldveränderungen aufzufassen, die in Rußland vor sich gehen, wo die Eiche nach Korzchinsky früher oder später von der Rotbuche verdrängt werden wird und wo sogar diese von der Rottanne verdrängt werden soll, und ebenso die entsprechenden Veränderungen in Norddeutschland (vgl. Grisebach und Göppert).

Überlässt man die Vegetation eines größeren Gebietes ganz sich selbst, so werden zweifellos gewisse Vereinsklassen zuletzt, nachdem eine hinreichend lange Zeit vergangen war, alle anderen verdrängen und das Schlußglied der Entwicklung bilden.

Auf S. 369 wurde der Sieg der Ericaceen-Heide über den Wald in Dänemark behandelt. Borggreve und E. Krause haben die Heide als eine »Halbkulturform« bezeichnet, die nur der menschlichen Kultur ihr Auftreten verdanke; dieses ist jedoch nicht richtig. Die Ericaceen-Heide ist an gewissen Stellen Nordeuropas sicherlich eine natürliche Schlußvegetation, nicht nur auf den Bergabhängen von Blekinge, sondern selbst auf dem mageren Sandboden Westjütlands; sie ist gewiß ebenso ursprünglich und natürlich wie der Eichenwald. Etwas anderes ist es selbstverständlich, daß sie sich gerade durch die Hilfe der Kultur auf Kosten des Waldes bedeutend ausgebreitet hat. Beachtenswert ist übrigens Hults Beobachtung, daß die Ericaceen-Heide in Blekinge stellenweise vom Walde verdrängt wird.

Als andere Schlußglieder in Blekinge führt Hult namentlich folgende Vegetationstypen an: 1) Kiefernwälder auf trocknem Sande, auf Moränenboden mit Geschieben und auf Torfmooren; 2) Rottannenwälder auf wenig mächtigen Strandmooren; 3) Birkenwälder der *Betula odorata* auf tieferen Mooren und auf Wiesenmooren; 4) die »Hainthälchenformation« an Flüssen und Quellen; 5) Dorngebüsch auf den wärmsten, trocknen Stellen, und 6) Buchenwälder auf jedem anderen Boden. Alle übrigen »Formationen« verwandeln sich allmählich, nicht nur die Grasfluren, sondern auch die *Menyanthes*-»Formation«, die Sümpfe und die Wiesenmoore; »sogar auf den Felsen entwickelt sich eine lange Reihe von Ubergangsbildungen«, ehe sich die abschließende Waldvegetation einfindet.

Mit Ausnahme des Dorngebüsches sind alle anderen Schlußglieder dieser Vegetationen Wälder, also Bestände, deren Verteilung im Gelände von der Beschaffenheit des Bodens abhängt. Der Wald ist in allen Gegenden das natürliche Schlußglied in der Entwicklung der Vegetation, ausgenommen da, wo Felsenboden, Wasser, Kälte oder Trockenheit (Wassermangel, Wind) die Entwicklung der Bäume verhindern. An solchen Stellen werden Felsenflur, Tundra, Zwergstrauchheide, Steppe, Wüste, Gestrüpp und andere Vereine die Schlußglieder der Vegetation bilden.

5. Kap. Die Kampfwaffen der Arten.

Es giebt kaum eine anziehendere biologische Aufgabe, als festzustellen, welches die Waffen sind, womit die Pflanzen einander von den Standorten verdrängen. Aber wir sind überaus weit davon entfernt, sie auch nur für eine einzige Art zufriedenstellend gelöst zu haben; z. B. verstehen wir den Kampf der Buche mit der Eiche nicht vollständig. Selbstverständlich kann man nicht bei einem solchen Gerede stehen bleiben, wie bei dem, daß Platzmangel entscheidend wäre, oder daß sich im Pflanzenreiche wie in allen anderen Vereinen um die Nahrungsfrage alles drehe. Denn wissenschaftlich betrachtet lösen sich diese Redensarten in eine Reihe der schwierigsten Fragen auf, welche die Wissenschaft stellen kann und welche allseitige Untersuchungen erfordern werden, bevor sie beantwortet werden können: Ist es der Mangel eines oder des anderen Nahrungsstoffes oder des Wassers im Boden, oder die zu große Menge eines anderen Stoffes, ist es Mangel an Wärme oder an Licht oder an einer passenden Vereinigung beider, oder können Wurzeln und Rhizome so dicht zusammen wachsen, daß sie rein mechanisch anderen Pflanzen den Weg versperren? etc.

Wir sehen die einjährigen Kräuter auf dem vor kurzem bloßgelegten Boden, worauf sie sich niedergelassen hatten, durch mehrjährige verdrängt werden; aber mit welcher Waffe sie siegen, können wir nicht mit Sicherheit sagen. Wir sehen die kieselliebende Vegetation der »Landes« (*Ornithopus perpusillus*, *Teesdalia*, *Spergula*, *Rumex Acetosella*, *Pteridium aquilinum* u. a.) verschwinden, wenn auf die mageren Fluren Kalk gebracht wird, und sehen sie allmählich wiederkehren, indem das kohlensäurehaltige Wasser den Kalk auflöst oder wegschafft; aber wir kennen nicht den tieferen Grund dafür.

Das Zusammenleben zwischen den lebenden Wesen ist in Wirklichkeit so verwickelt, mannigfaltig und reich, und die vielen Glieder sind so eng verknüpft, daß Veränderungen an einem Punkte weit reichende Veränderungen an anderen herbeiführen können. Hier ist für den Forscher genug zu thun.

Nicht nur die mannigfaltigen Verhältnisse der Arten zu den im ersten Abschnitte behandelten ökologischen Faktoren (Licht, Wasser, Wärme etc.) spielen bei diesen Veränderungen eine Rolle, sondern auch die verschiedenen biologischen Eigentümlichkeiten

der Lebensformen, von denen man nicht sagen kann, daß sie eine unmittelbare Folge jener Faktoren seien. Wenn der Wald auf einer Reihe von Standorten das Schlußglied der Vegetation werden wird, so beruht dieses unter anderem auf dem langen Lebensalter und der bedeutenden Größe der Waldbäume; diese können sich über die Kräuter und die Sträucher erheben, sie überschatten und Jahr für Jahr viele Samen hervorbringen. Hierdurch siegen die Waldbäume über andere Lebensformen leicht, selbst wenn es nur einem einzigen Individuum gelungen war, einzuwandern. Es spielt in den Kämpfen nicht nur eine Rolle, ob die eine Art mehr Licht verlangt oder mehr Schatten erträgt als die andere, oder feuchten Boden, feuchtere Luft oder stärkeren Wind besser erträgt als eine andere Art, sondern auch, ob sie schneller oder langsamer wächst als die sich mitbewerbenden Arten, und ob sie sich hierbei als junge und als alte Pflanze anders verhalten kann. Es spielt nicht nur eine Rolle, ob der Nahrungsgehalt des Bodens für eine Art passender ist als für eine andere, sondern auch, ob die eine Art mehr Samen bildet, als die andere, in einem früheren Alter fortpflanzungsfähig wird, ob sie sich vielleicht reichlicher auf vegetativem Wege durch Wurzelsprosse oder Brutknospen vermehrt (vgl. die geselligen Arten, S. 107), ob ihre Samen die Keimfähigkeit lange bewahren oder sie schnell verlieren, ob die Samen leichter keimen, ob die Zweigstellung und die übrige Architektonik die eine oder die andere ist, ob Wurzeln und Rhizome stark verzweigt und verfilzt sind oder nicht, etc. So sind biologische und andere Eigentümlichkeiten neben den vielen im ersten Abschnitte besprochenen Faktoren in dem Kampfe von wesentlichem Einflusse; bisweilen erhält eine Art fast durch unmerkliche Vorteile vor einer anderen Art einen Vorsprung.

Außer den Lebenseigentümlichkeiten der einzelnen Arten können viele andere Verhältnisse in diesen Kämpfen von Bedeutung sein, z. B. der Angriff der Schmarotzerpilze, der Insekten oder anderer Tiere (Mäuse in Wäldern u. s. w.), das Vorkommen und der Mangel wühlender Tiere im Boden (vgl. die Regenwürmer, S. 89), kurz die ganze Reihe der Freunde und der Feinde der Pflanzen. (Von P. E. Müller in Vorlesungen mitgeteilt).

Im allgemeinen kann man sagen, daß eine Art desto größere Aussicht hat, aus dem Kampfe siegreich hervorzugehen, je mehr sie sich in ihrem optimalen Gebiete befindet, d. h. je mehr für

sie am meisten passende ökologische Verhältnisse vorhanden sind; daher hat eine Art die härtesten und aufreibendsten Kämpfe immer am Umfange ihres Verbreitungsgebietes zu bestehen, insofern sie auf ihrer Wanderung hier an die in klimatischer Hinsicht äußersten Grenzen gekommen ist. Je besser das Klima für eine Art passt, desto weniger wählerisch ist sie im Boden und in anderen Verhältnissen, und desto besser kann sie den Kampf mit den Mitbewerbern aufnehmen. Ein Beispiel für das Angeführte ist das S. 358 erwähnte Schicksal der Kiefer und der Rottanne in Lappland. Wird eine Baumart auf einem Standorte innerhalb ihres Optimums gefällt oder niedergebrannt, so wird sie in der Regel nach der bloßgelegten Stelle zurückkehren, wenn die Natur sich selbst überlassen wird; begegnet ihr dieses Schicksal jedoch außerhalb des Gebietes ihres besten Wachstums, so kehrt sie nicht mehr zurück, sondern es wandert die Baumart ein, auf deren optimalem Gebiete der Standort liegt (nach Mayr).

Noch ein Umstand sei hervorgehoben, der für die Verbreitung der Arten von Bedeutung ist, nämlich: welche Art zufällig zuerst anlangte. Sind die Verhältnisse derart, daß sie für mehrere Arten gleich gut passen, so wird der Ausfall des Kampfes davon abhängen, welcher Art es gelingt, das Gelände zu besetzen; »beati possidentes« werden dann den Besitz möglicherweise behaupten können. Hierdurch ist vermutlich die Verteilung der Phragmiteta, der Scirpeta und anderer Bestände in unseren Rohrsümpfen oder die Verteilung verschiedener Zwergsträucher auf den Zwergstrauchheiden zu erklären.

Die Ergebnisse der Kämpfe sind also 1) die Verteilung der Arten in natürliche Vereine, 2) ununterbrochene Veränderungen in der Zusammensetzung der Vegetationen auf der ganzen Erde; dazu kommen noch 3) das Auftreten seltener Arten und möglicherweise 4) die Bildung neuer Arten.

6. Kap. Seltene Arten.

Der Kampf zwischen den Arten erhält einen floristischen Ausdruck auch in den seltenen Arten, die bei vielen botanischen Sammlern bekanntlich eine große Rolle spielen.

Eine Art kann in einem Gebiete aus verschiedenen Gründen

selten sein: 1) weil passende Standorte fehlen, z. B. Felsenboden in Dänemark, 2) weil sie ein Ansiedler und auf ihrer Wanderung eben erst in das betreffende Gebiet gekommen ist, aber vielleicht Jahr für Jahr häufiger werden wird (*Elodea Canadensis* in Europa), 3) weil sie eine »Reliktenpflanze« d. h. ein Rest einer früheren, nun verdrängten Vegetation ist.

Die S. 365 behandelte, große Pflanzenwanderung, die nach der Eiszeit in Europa stattfand, hat ihre Spuren in den vielen Reliktenpflanzen zurückgelassen, die sich hier und da erhalten haben, gegenwärtig stellenweise nur in wenigen Exemplaren vorkommen und immer mehr aussterben. Die Örtlichkeiten, wo sie sich erhalten haben, sind solche, die mit den Naturverhältnissen der Tundrenperiode am besten übereinstimmen: nämlich kalte und nasse Sumpf- und Sphagnummoore. Solche Überbleibsel sind in Dänemark und Norddeutschland vermutlich *Cornus Suecica*, *Rubus Chamaemorus*, *Polygonum viviparum*, *Saxifraga Hirculus*, *Scheuchzeria palustris*, *Primula farinosa*, *Carex chordorrhiza*, *Juncus filiformis*. Diese Arten werden gewiß allmählich seltener werden oder ganz aus den Floren verschwinden, wie es schon anderen Reliktenpflanzen ergangen ist.

7. Kap. Die Entstehung der Arten.

Durch alles Vorhergehende geht wie ein roter Faden der Gedanke: der Bau und die ganze Entwicklung der Arten stehen in genauestem Einklange mit ihren Umgebungen, sie sind an diese angepasst (zeigen Angepasstheit). Es wurde schon S. 3 angedeutet, daß sich die Arten verändern und an die neuen Verhältnisse anpassen können, unter denen sie sich entwickeln müssen. Die Arten kommen unter neue Verhältnisse entweder dadurch, daß sich die Naturverhältnisse ihres Standortes ändern, oder dadurch, daß sie nach anderen Standorten wandern, deren Verhältnisse von denen der ursprünglichen verschieden sind. Es wurde ferner angedeutet, daß die Folge dieser Veränderung der Arten die Entstehung neuer Arten sein kann. Über diese Entstehung sei hier einiges bemerkt, ohne daß eine umfassende Untersuchung dieser größten und schwierigsten Frage der Biologie versucht werden soll.

Die erste Bedingung dafür, daß sich eine neue Art aus einer anderen zu entwickeln vermag, ist, daß diese plastisch ist, d. h. ihren

Bau und ihre Lebensthätigkeit in Übereinstimmung mit den neuen Verhältnissen verändern kann. Man muß annehmen, daß alle Arten in allen ihren Organen, in der äußeren Gestalt wie in dem inneren Bau, mehr oder weniger plastisch sind, am wenigsten vielleicht die sehr alten und die aussterbenden Arten. Diese Plastizität findet man sogar bei den allerniedrigsten Organismen, z. B. bei den Plasmodien der Schleimpilze; sie muß überall auf Eigenschaften des Protoplasmas zurückgeführt werden.

Eine andere Bedingung ist, daß die neuen Verhältnisse, in welche die Individuen kommen, von den gewohnten nicht zu sehr abweichen; sonst haben sie den Tod zur Folge. Die Veränderungen der Verhältnisse müssen langsam vor sich gehen.

Unter den durch die Veränderungen hervorgerufenen neuen Einrichtungen des Baues giebt es vielleicht auch einige, die nicht zu der Umgebung passen. Man muß annehmen, daß Arten mit solchen Eigenschaften des Baues zu Grunde gehen müssen. Solche Eigentümlichkeiten hingegen, die nützlich sind, d. h. zu den Verhältnissen passen, werden aus drei Gründen erhalten und verstärkt werden: 1) weil die äußeren Einwirkungen, wodurch sie hervorgerufen wurden, fernerhin andauern, 2) wegen der Erblichkeit und 3) durch die natürliche Auswahl (Zuchtwahl, Selektion).

Die Wahrheit dieser Voraussetzungen ist lange Zeit umstritten worden, namentlich von Weismann einerseits und von Herbert Spencer anderseits. Der erste leugnet die Möglichkeit der Vererbung »erworbener Eigenschaften«; der andere nimmt sie an, und derselben Meinung sind im ganzen nicht wenige andere Forscher: Oskar Hertwig, Krasan, Henslow, Vesque u. a.

Zwei Fragen bieten sich der Forschung dar, sobald von Veränderungen in dem Bau eines Organismus die Rede ist: Welche äußeren (physikalischen oder chemischen) Kräfte rufen diese Veränderungen hervor? und welches sind die biologischen Folgen, haben diese Veränderungen für das Leben Nutzen oder Schaden? Über die erste Frage wissen wir noch sehr wenig und sind ihr noch nirgends bis auf den Grund gegangen, werden dieses gewiß auch nie thun können; sie ist durch physiologische Untersuchungen soweit als möglich zu erledigen. Die zweite Frage beantwortet man oft mehr oder weniger hypothetisch oder teleologisch. Der Verfasser dieses Buches nimmt an, daß die Pflanzen eine besondere, angeborene Kraft oder

Fähigkeit besitzen, sich an die gegebenen neuen Verhältnisse direkt anzupassen, d. h. auf eine für das Leben nützliche Weise in Übereinstimmung mit den neuen äußeren Lebensbedingungen zu variieren; er nimmt also an, daß zwischen den äußeren Ursachen und dem Nutzen der Veränderungen eine gewisse Verbindung bestehe, die im übrigen unbekannt ist (Selbstregulierung oder direkte Anpassung).

Für diese Selbstregulierung oder direkte Anpassung sprechen eine Menge Beobachtungen, namentlich die Versuche, die in den letzten Jahrzehnten von Costantin, Lothelier, Stahl, Vöchting, Schenck, Lesage, G. Karsten, Frank, Dufour, Vesque, Bonnier, Askenasy, Goebel, Lewakoffski und anderen über die morphologische und die anatomische Plastizität des einzelnen Individuums angestellt worden sind. Das Ergebnis dieser Versuche ist, daß durch die Veränderung der Lebensbedingungen eine Entwicklung hervorgerufen wird, die eben in der Richtung der Angepasstheit an die Lebensbedingungen geht, von welcher wir wissen, daß sie die normale Angepasstheit der Lebensformen oder der Pflanzenvereine ist.

Zur Erläuterung des Angeführten diene das Folgende.

S. 13—20 wurden die Eigentümlichkeiten der Sonnen- und der Schattenpflanzen behandelt. Wie Lichtwechsel Drehungen, Formenveränderungen oder Wanderungen der Chlorophyllkörper in den Pflanzen hervorrufen kann, und wie Lichtwechsel die Stellung der Blattspreiten ändern kann (S. 181), so kann eine Veränderung der Beleuchtung eben eine Entwicklung nach dem morphologischen und dem anatomischen Bau hin veranlassen, der für die genannten Pflanzen kennzeichnend ist und als ihnen nützlich angesehen werden muß. Sogar die eigentümlichen Formen der blattförmigen Kakteen sind hauptsächlich dem Lichte zuzuschreiben, was Vöchting (V) nachgewiesen hat. Die Etiolierung der Lichtpflanzen im Dunkeln ist vermutlich als eine nützliche Anpassung aufzufassen. Daß das Licht die Differenzierung der Vegetationsorgane von *Marchantia* und die Bildung der Archegonien auf der von ihm abgewandten Seite der Farnvorkeime hervorruft, sind andere, wohlbekannte Beispiele für die gestaltende Wirkung des Lichtes.

Bekanntlich giebt es bestimmte und konstante Verschiedenheiten zwischen Erdsprossen und Lichtsprossen im ganzen und bei derselben Art, oder zwischen dem Bau von Wurzeln und Licht-

sprossen. Costantin hat denselben Sproß oder dieselbe Wurzel im Boden und in Luft kultiviert und nachgewiesen, daß die mannigfaltigen äußeren Verhältnisse die Organe sowohl anatomisch als auch morphologisch verschieden ausprägen und daß die vorkommenden Unterschiede dieselben sind, welche die unter den entsprechenden Verhältnissen normal lebenden Pflanzenteile auszeichnen.

Die S. 293 erwähnten Versuche von Lesage, Pflanzen an Salzboden anzupassen, zeigen dasselbe.

Man hat auch Versuche über die Einwirkung der Wärme auf die Pflanzenteile angestellt. Die Versuche von Prillieux und Vesque wurden S. 203 behandelt; sie zeigen, daß die Erwärmung des Bodens die osmotische Kraft der Wurzeln steigert, so daß die Pflanzen succulent werden und gerade die Wasserbehälter und den bedeutenden Umfang nebst der geringen Transpirationsfläche erhalten, die sie darin unterstützen, auf dem erwärmten trocknen Felsenboden und auf ähnlichem Boden auszuhalten. Den Wärmeverhältnissen kann man vielleicht auch die stärkere Entwicklung von Wachs auf den Halmen von *Hordeum*, *Secale* u. a. Gräsern zuschreiben, welche P. Nielsen und Raunkiär (nach mündlichen Mitteilungen) in warmen Sommern beobachtet haben, wodurch die Transpiration vermutlich auf eine mit den veränderten Verhältnissen übereinstimmende günstige Weise herabgesetzt wird.

In dem dritten und dem vierten Abschnitte sind die anatomischen und die morphologischen Eigentümlichkeiten der Hydrophyten und der Xerophyten besprochen worden. Versuche von Costantin, Schenck, Askenasy, Lothelier, Dufour u. a. zeigen, daß sich die verschiedenen Organe (Wurzeln, Stamm, Blätter, Haare) bei derselben Art morphologisch und anatomisch verändern, je nachdem sie sich in Luft oder in Wasser, in trockner oder in feuchter Luft entwickeln, und daß dadurch gerade solche Bauverhältnisse erzeugt werden, die für Land- und Wasserpflanzen oder für Xerophyten und Hydrophyten im allgemeinen kennzeichnend sind, oder daß jedenfalls eine Entwicklung in der Richtung nach diesen Bauverhältnissen eintritt. Es ist eine deutliche Selbstregulierung, daß die Intercellularräume kleiner werden, je stärker die die Transpiration hervorrufenden Faktoren wirken, und umgekehrt. Gewisse Arten sind bekanntlich sehr plastisch, z. B. kann man die Landform des *Polygonum amphibium* in wenigen Wochen in eine Wasserform umwandeln (Hildebrand).

Verschiedene Nahrung ruft, wie den Landwirten wohlbekannt ist, Unterschiede in der Tracht hervor; auch Unterschiede im Blütenbau scheinen hieraus hervorgehen zu können, indem eine stärkere Ernährung eine größere Blütenachse, größere Blüten und mehr Blütenblätter (z. B. mehr Fruchtblätter bei *Papaver*; Warming) hervorbringt.

Ferner werden mechanische Kräfte, z. B. vermehrter Zug oder Druck auf den Bau der Organe abändernd wirken, wie Hegler's Versuche (1893) nachgewiesen haben: je größere Anforderungen an die Stärke eines Pflanzenteiles gestellt werden, desto stärker wird er.

Es werden also nicht nur die äußeren Bauverhältnisse beeinflusst, sondern auch die inneren: nicht nur die Länge der Wurzel und der Stamminternodien, die Größe und die Dicke oder die Länge der Blätter, die reichlichere oder die spärlichere Entwicklung der Haare etc., sondern auch die relative Dicke von Rinde, Centralcylinder und Mark in den Achsenorganen, von Palissadengewebe und Schwammparenchym in den Blättern, die Höhe der Epidermis, die Dicke der Kutikula, die Anzahl und die Mächtigkeit der Gefäßbündel, die Verholzung, und namentlich die Mächtigkeit des Holzes, der Gefäße und der Tracheïden, die des mechanischen Gewebes, die Größe der Intercellularräume, die Bildung des Chlorophylls, die Entwicklung der Spaltöffnungen, der Endodermis etc.

Die Pflanze hat also eine auf vielfache Art nachweisbare Fähigkeit, auf äußere Einflüsse zu reagieren. Bisweilen kann der eine Teil direkt beeinflusst werden, ohne daß sich andere verändern. Sogar dasselbe Blatt passt sich bisweilen verschieden an, wenn es unter verschiedenen Bedingungen lebt; z. B. überragen die oberen Teile der Blätter von *Stratiotes* oft das Wasser, werden dann weniger durchsichtig und überdies dunkler grün, als die untergetauchten Teile, erhalten Spaltöffnungen, etc. (Costantin).

Ferner sind nicht nur die Formenverhältnisse, sondern auch biologische Eigenschaften plastisch. Die Gärtner wissen aus Erfahrung, daß verweichlichte Pflanzen durch Frost leichter getötet werden, als andere Individuen derselben Art; einjährige oder zweijährige Arten können durch äußere Verhältnisse mehrjährig werden; die Zeiten der Ruhe, der Belaubung und des Laubfalles, die Blütezeit können andere werden; klandestine Blüten können durch kaltes und dunkles Wetter hervorgerufen werden, und alpine oder arktische Blüten erscheinen an Selbstbestäubung mehr angepasst, als Blüten

derselben Arten aus anderen Gegenden (Warming, Lindman). Einen Teil der hierher gehörigen Thatsachen hat Henslow (I, II) gesammelt. Im ganzen ist der Stoffwechsel der Pflanze sicherlich überall den Gesetzen der Anpassung oder Selbstregulierung unterworfen. *Saccharomyces* richtet sich nach der Gegenwart oder dem Fehlen des Sauerstoffes, der Turgor der Wurzel nach den Hindernissen, denen sie begegnet, etc.

Natürlicherweise sind nicht alle Pflanzen in gleichem Maße plastisch. Teils werden sich bei den Arten Unterschiede in der von ihrer Verwandtschaft stammenden Disposition geltend machen, teils die Entwicklungsstufe, auf der die Art oder die Gattung als Ganzes steht (gewisse Gattungen, wie *Hieracium* und *Rubus*, scheinen bekanntlich in lebhafter Entwicklung zu sein), teils der Grad, in welchem die erworbenen Kennzeichen durch Vererbung befestigt worden sind. Demnächst werden sich einige mehr in der einen, andere mehr in der anderen Richtung verändern. Auch sind nicht alle Individuen derselben Art gleich variabel.

Die direkte Anpassung ist unzweifelhaft ein artenbildender Faktor von größter Bedeutung, aber natürlicherweise nicht der einzige. Ein anderer ist das, was Vesque »variabilité phylétique« nennt, eine ererbte Variabilität, die von der Abstammung der Arten, aber nicht von den Umgebungen abhängt. Ein dritter Faktor ist Darwins natürliche Auswahl (Selektion) der nach seiner Hypothese planlos und in unbestimmten Richtungen spontan variierenden Individuen. Ein vierter ist die Kreuzung verschiedener Arten. Als ein Faktor, der neue Formenverhältnisse hervorrufen kann, muß endlich auch die Korrelation zwischen den Teilen der Pflanzen genannt werden, eben weil auch jede Pflanze ein Ganzes ist, dessen einzelne Glieder voneinander abhängig sind: Variation in einer Hinsicht wird von Variationen in anderen Hinsichten begleitet werden oder solche doch sekundär hervorrufen können.

Die direkte Anpassung, die Selbstregulierung, scheint vorzugsweise bei den Vegetationsorganen oder auf dem Gebiete des Stoffwechsels, wie man wohl sagen kann, ihr Wirkungsfeld zu haben. Der Blütensproß folgt in seiner Entwicklung offenbar teilweise ganz anderen Gesetzen, als die vegetativen Organe; jedenfalls sind seine Reaktionen gegen die Einwirkungen des Klimas und des Bodens viel geringer, soweit man weiß (vgl. S. 4). Dieses wird

wesentlich darauf beruhen, daß der Blütensproß eine kurze Dauer hat und daß die Prozesse des Stoffwechsels im Vergleiche mit denen der vegetativen Organe untergeordnet sind. Daß Eigentümlichkeiten, welche die Lebensformen kennzeichnen (S. 4), aus direkter Anpassung an die Umgebungen, aus einer Selbstregulierung der Natur hervorgegangen sind, die in zahllosen Reihen von Generationen stattfand, während gleichzeitig die Vererbung (welche neuen Anpassungen entgegenarbeitet) die erworbenen Merkmale in stärkerem oder geringerem Grade befestigte, erscheint als unzweifelhaft. Lamarck hat in dieser Hinsicht einen schärferen Blick für die Wahrheit gehabt, als ihn die meisten Forscher der Gegenwart zu haben scheinen. Die direkte Anpassung ist sicherlich einer der mächtigsten Entwicklungsfaktoren der organischen Welt. Durch ihr Studium wird das große Lebensgeheimnis uns etwas klarer werden; wir dürfen freilich nicht hoffen, dessen Kern je zu erkennen.

Auswahl der Litteratur.

Agardh, J. Novitiae Florae Sueciae. 1836.

Altenkirch, G. Studien über die Verdunstungsschutzeinrichtungen in der trocknen Geröllflora Sachsens. (Bot. Jahrb. XVIII 1894).

Andersson, Gunnar. Svenska växtvärldens historia. Stockholm 1896.

Areschoug, F. (I) Jemförande undersökningar öfver bladets anatomi. Lund 1878 (Fysiografiska Sällsk.).

— (II) Om klimatets inflytande på växternas organisation. (Det 12te skandinav. Naturforskaremöte 1880).

— (III) Der Einfluß des Klimas auf die Organisation der Pflanze, insbesondere auf die anatomische Struktur des Blattes. (Bot. Jahrb. II 1882).

Ascherson, P. Die Salzstellen der Mark Brandenburg. (Zeitschr. d. deutsch. geolog. Ges. XI 1859).

Askenasy. Einfluß des Wachstumsmediums auf die Gestalt der Pflanzen. (Bot. Ztg. 1870).

Beck von Mannagetta, Günther. (I) Flora von Hernstein in Niederösterreich und der weiteren Umgebung. In: M. A. Becker, Hernstein in Niederösterreich. Wien 1884.

— (II) Flora von Niederösterreich. 1890—93.

Beneden, P. J. van. Le commensalisme dans le règne animal (Bruxelles 1889; vgl. Bull. de l'Acad. roy. de Belg. 2. sér. XXVIII 1861).

Blytt, A. (I) Christiania omegns Phanerog. og Bregner. Christ. 1870.

— (II) Die Theorie der wechselnden kontinentalen und insularen Klimate. Nebst Nachtrag. (Bot. Jahrb. II 1882).

— (III) Zur Geschichte der nordeuropäischen, besonders der norwegischen Flora (Bot. Jahrb. XVII 1893).

Bonnier, G. (I) Quelques observations sur les relations entre la distribution des Phanérogames et la nature chimique du sol. (Bull. soc. bot. France XXVI 1879).

— (II) Sur quelques plantes annuelles ou bisannuelles qui peuvent devenir vivaces aux hautes altitudes. (Ibid. XXXI 1884).

— (III) Influence des hautes altitudes sur les fonctions. (Comptes rendus Paris, CXI 1890).

— (IV) Cultures expérimentales dans les Alpes et les Pyrénées. (Revue génér. de bot. II 1890).

Bonnier, G. (V) Les plantes arctiques comparées aux mêmes espèces des Alpes et des Pyrénées. (Ibid. VI 1894).

— (VI) Adaptation des plantes au climat alpin. (Ann. sc. nat. Bot. 7. sér. XX 1894).

— et Flahault. Observations sur les modifications des végétaux suivant les conditions physiques du milieu. (Ibid. 6. sèr. VII 1879).

Börgesen, F. Om arktiske Planters Bladbygning. (Bot. Tidsskr. XIX 1894). — Anatomie des feuilles arctiques. (Journ. de bot. 1895).

Brackebusch. Über die Bodenverhältnisse des nordwestlichen Teiles der Argentinischen Republik mit Bezugnahme auf die Vegetation. (Petermann's Mitteilungen XXXIX 1893).

Brick, C. Beiträge zur Biologie und vergleichenden Anatomie der baltischen Strandpflanzen. (Schriften naturf. Ges. Danzig VII 1888).

Buchenau, Fr. (I) Vergleichung der nordfriesischen Inseln mit den ostfriesischen in floristischer Beziehung. (Abh. naturw. Ver. Bremen IX 1887).

— (II) Vegetationsverhältnisse des Helms. (Ebenda X 1889).

— (III) Die Pflanzenwelt der ostfries. Inseln. (Ebenda XI 1890).

— (IV) Über den Aufbau des Palmiet-Schilfes aus dem Kaplande. (Bibliotheca botanica. 27. Heft, 1893).

Callmé. Om de nybildade Hjelmaröarnes vegetation. (Bihang Sv. Vet. Akad. Handl. XII 1887).

Christ, H. (I) Das Pflanzenleben der Schweiz 1879.

— (II) Vegetation und Flora der kanarischen Inseln. (Bot. Jahrb. VI 1885).

Cleghorn. On the sandbinding plants of the Madras beach. (Hooker's Lond. Journ. bot. VIII 1858).

Cleve, P. De svenske hydrograf. undersökningar, åren 1893—94. (Bihang Sv. Vet. Akad. Handl. XX, 3. 1894).

Cohn, F. (I) Über Entstehung von Kalk- und Kieselgestein durch Vermittelung von Algen (Jahresber. Schles. Ges. 1892).

— (II) Erosion von Kalkgestein durch Algen. (Ebenda 1893).

Contejean, Ch. Géographie botanique. Paris 1881.

Cornies. In Beiträge zur Kenntnis d. russischen Reiches. XI.

Costantin. (I) Etudes comparées des tiges aériennes et souterraines des Dicotylédones. (Ann. sc. nat. Bot. 6. sér. XVI 1883).

— (II) Recherches sur la structure de la tige des plantes aquatiques. (Ibid. 6. sér. XIX 1884).

— (III) Recherche sur l'influence qu'excerce le milieu sur la structure des racines. (Ibid. 7. sér. I 1885).

— (IV) Observations critiques sur l'épiderme des feuilles des végétaux aquatiques. (Bull. soc. bot. France XXXII 1885).

— (V) Recherches sur la Sagittaire. (Ibid.).

— (VI) Influence du milieu aquatique sur les stomates. (Ibid.).

— (VII) Etudes sur les feuilles des plantes aquatiques. (Ann. sc. nat. Bot. 7. sér. III 1886).

Dalgas, E. (I) Hedemoser og Kjärjorder. 1876.

Dalgas, E. (II) Fortids- og Fremtidsskove i Danmark. (Hedeselskabets Tidsskr. 1883 og 1884).

Darwin, Ch. The formation of vegetable mould through the action of worms. London 1881.

De Candolle, A. P. Essai élémentaire de géographie botanique. (Dict. d. sc. nat. XVIII. 1820).

De Candolle, Alphonse. (I) Géographie botanique raisonnée. 1856.

— (II) Constitution de groupes physiologiques. (Bibl. universelle 1874; vgl. Bot. Jahresber. VI 2, 456).

Dehérain, P. Traité de chimie agricole. 1892.

Drude, O. (I) Über das gemischte Auftreten von Heide- und Wiesenvegetation. (Flora 1876).

— (II) Die Florenreiche der Erde. (Petermann's Mitteil. 74. Ergänzungsheft 1884).

— (III) Atlas der Pflanzenverbreitung. (Berghaus, Physikal. Atlas. Vollständig neu bearbeitet. V. Abteilung. 1886—1887).

— (IV) Über die Standortsverhältnisse von Carex humilis bei Dresden. (Ber. dtsch. bot. Ges. V 1887).

— (V) Pflanzengeographie. (In Neumayer, Anleitung. 2. Aufl. Band II 1888).

— (VI) Über die Prinzipien in der Unterscheidung von Vegetationsformationen. (Bot. Jahrb. XI 1889).

— (VII) Pflanzenverbreitung. (In Kirchhoff, Anleitung zur deutschen Landes- und Volksforschung. 1889).

— (VIII) Handbuch der Pflanzengeographie. 1890.

— (IX) Deutschlands Pflanzengeographie. 1. Teil. 1895.

Dufour (I) Sur les relations qui existent entre des feuilles et leur structure anatomique. (Bull. soc. bot. France. XXXIII 1886).

— (II) Influence de la lumière sur la forme et la structure des feuilles. (Ann. sc. nat. Bot. 7. sér. V 1887).

Duval-Jouve (I) Des Salicornia de l'Hérault. (Bull. soc. bot. France XV 1868).

— (II) Histotaxie des feuilles de Graminées. (Ann. sc. nat. Ann. 6. sér. I 1875).

Eberdt, O. (I) Beitrag zu der Untersuchung über die Entstehungsweise des Palissadenparenchyms. Diss. Freiburg i. B. 1887.

— (II) Über das Palissadenparenchym. (Ber. dtsch. bot. Ges. VI 1888).

Eggers, H. St. Croix's Flora. (Vidensk. Meddel. Naturh. Forening. Kjöbenhavn 1876).

Engler, Ad. (I) Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt. 2 Teile. 1879 und 1882.

— (II) Über die Gliederung der Vegetation von Usambara. (Abh. Akad. Berlin 1894. — Vgl. auch Bot. Jahrb. XVII S. 156 ff. 1893).

Ernst, A. Estudios sobre la Flora y Fauna de Venezuela. Caracas 1877.

Feilberg, P. (I) Om Gräskultur paa Klitsletterne ved Gammel Skagen. Söborg 1890. 4° (Autographie).

— (II) Om Enge og vedvarende Gräsmarker. (Tidsskr. for Landökonomi 1891).

Fischer-Benzon. Die Moore der Provinz Schleswig-Holstein. (Abh. naturw. Ver. Hamburg. XI 1891).

Flahault, Ch. (I) Nouvelles observations sur les modifications des végétaux suivant les conditions physiques du milieu. (Ann. sc. nat. Bot. 6. sér. IX).

— (II) La garigue. (Journ. de bot. II 1888).

— (III) Distribution des végétaux dans un coin de Languedoc. Montpellier 1893.

— et Combres. Sur la flore de la Camargue. (Bull. soc. bot. France XLI 1894).

Fliche. Un reboisement. (Ann. de la science agronomipue I 1888).

— et Grandeau. Recherches chimiques sur la bruyère commune. (Ibid.).

Focke, W. O. Über die Vegetation des nordwestdeutschen Tieflandes. (Abh. naturw. Ver. Bremen 1871).

Gilg, E. Beiträge zur vergleichenden Anatomie der xerophilen Familie der Restiaceae. (Bot. Jahrb. XIII 1891).

Giltay, E. Anatomische Eigentümlichkeiten in Beziehung auf klimatische Umstände. (Neederl. kruidk. Arch. 1886).

Goebel, K. (I) Luftwurzeln von Sonneratia. (Ber. dtsch. bot. Ges. 1886).

— (II) Pflanzenbiologische Schilderungen. 1. Teil, 1889. 2. Teil, 1891—92.

— (III) Archegoniatenstudien. (Flora LXXVI und LXXVII. 1892 und 1893).

Graebner, P. Studien über die norddeutsche Heide. (Bot. Jahrb. XX 1895).

Grevillius (I) Om vegetationens utveckling på de nybildade Hjelmarörne. (Bihang Sv. Vet. Akad. Handl. XVIII 1893).

— (II) Biologisch-physiognomische Untersuchungen einiger schwedischen Hainthälchen. (Bot. Ztg. 1894).

Grisebach, A. (I) Die Vegetation der Erde. 1872.

— (II) Pflanzengeographie. (In Neumayer, Anleitung. 1. Aufl. 1875).

— (III) Gesammelte Abhandlungen. 1880.

Groom, Percy. On bud-protection in Dicotyledons. (Trans. Linn. Soc. Lond. III 8, 1893).

Grosglik. Über den Einfluß des Lichtes auf die Entwicklung des Assimilationsgewebes. (Bot. Centralbl. XX 1884).

Grönlund, Chr. Planteväxten paa Island. (Naturh. Forening Festskrift, Kjöbenh. 1884—90).

Grüss, Beiträge zur Biologie der Knospe. (Jahrb. f. wiss. Bot. XXIII 1892).

Haberlandt, G. (I) Vergleichende Anatomie des assimilatorischen Gewebesystemes der Pflanzen. (Jahrb. f. wiss. Bot. XIII 1881).

— (II) Über die Transpiration einiger Tropenpflanzen. (Sitzungsber. Akad. Wien. CI 1892).

— (III) Eine botanische Tropenreise. 1893.

— (IV) Über die Ernährung der Keimlinge ... bei viviparen Mangrovenpflanzen. (Ann. jard. bot. Buitenzorg XII 1893).

— (V) Über wassersecernierende und -absorbierende Organe. (Sitzungsber. Akad. Wien CIII 1894 und CIV 1895).

Hackel, E. Über einige Eigentümlichkeiten der Gräser trockner Klimate. (Verh. zool.-bot. Ges. Wien 1890).

Haeckel, E. (I) Plankton-Studien. (Jenaischs Zeitschr. f. Naturw. XXV 1891).

— (II) Plankton-Composition. (Ebenda 1893).

Hansteen, B. Algeregioner og Algeformationer. (Nyt Magaz. for Naturvidenskaben XXXII 1892).

Hartz, N. Östgrönlands Vegetationsforhold. (Meddelelser om Grönland XVIII 1895).

Heinricher, E. (I) Über isolateralen Blattbau. (Jahrb. f. wiss. Bot. XV 1884).

— (II) Über einige im Laube dikotyler Pflanzen trocknen Standortes auftretende Einrichtungen, welche mutmaßlich eine ausreichende Wasserversorgung des Blattmesophylls bezwecken. (Bot. Centralbl. XXIII 1885).

Hemsley, W. B. On the dispersal of plants by oceanic currents and birds. (Report on the scientific results of the voyage of H. M. S. Challenger. Botany I 1885).

Hensen, V. (I) Über die Bestimmung des Planktons. (5. und 6. Bericht der Kommission zur wissensch. Untersuchung der deutschen Meere 1887).

— (II) Einige Ergebnisse der Plankton-Expedition der Humboldt-Stiftung. (Sitzungsber. Akad. Berlin 1890 I).

— (III) Die Plankton-Studien und Haeckels Darwinismus. Kiel 1891.

Henslow, G. (I) The origin of plant-structures by self-adaptation to the environment, exemplified by desert or xerophilous plants. (Journ. Linn. Soc. Lond. Bot. XXX 1894).

— (II) The origin of plant-structures. London 1895 (The intern. scientific series LXXVII).

Hildebrand, F. (I) Über die Schwimmblätter von Marsilia und einigen anderen amphibischen Pflanzen. (Bot. Ztg. 1870).

— (II) Die Lebensdauer und Vegetationsweise der Pflanzen, ihre Ursachen und ihre Entwicklung. (Bot. Jahrb. II 1881).

— (III) Die Lebensverhältnisse der Oxalis-Arten. 1884.

Holm, Th. (I) Novaia Zemlias Vegetation. (Dijmphna-Togtets zool.-botan. Udbytte. Kjöbenhavn 1887).

— (II) On the vitality of some annual plants. (Amer. Journ. of sc XLII 1891).

Höck, F. (I) Begleitpflanzen der Buche. (Bot. Centralbl. 1892).

— (II) Nadelwaldflora Norddeutschlands. (Forschungen zur deutschen Landes- und Volkskunde, hrsg. von Kirchhoff. VII 1893).

— (III) Begleitpflanzen der Kiefer in Norddeutschland. (Ber. dtsch. bot. Ges. XI 1893).

— (IV) Brandenburger Buchenbegleiter. (Verh. bot. Ver. Brandenburg XXXVI 1895).

Hult. (I) Försök till analytisk behandling af växtformationerna. (Meddelanden af Soc. pro Fauna et Flora Fennica VIII 1881).

— (II) Blekinges Vegetation. (Ebenda XII 1885).

Hult. (III) Die alpinen Pflanzenformationen des nordöstlichen Finlands. (Ebenda XIV 1887).

Humboldt, Alex. (I) Ideen zu einer Physiognomik der Gewächse. Tübingen 1806. — Wieder abgedruckt z. B. in dem 2. Bande von

— (II) Ansichten der Natur. 3. Ausgabe. 2 Bände. Stuttgart und Tübingen 1849.

Johow, Fr. (I) Über die Beziehungen einiger Eigenschaften der Laubblätter zu den Standortverhältnissen. (Jahrb. f. wiss. Bot. XV 1884).

— (II) Die Mangrovensümpfe. (Kosmos 1884).

— (III) Die chlorophyllfreien Humusbewohner Westindiens, biologisch-morphologisch dargestellt. (Jahrb. f. wiss. Bot. XVI 1885).

— (IV) Die chlorophyllfreien Humuspflanzen nach ihren biologischen und anatomisch-entwicklungsgeschichtlichen Verhältnissen. (Ebenda XX 1889).

Jönsson, B. Bidrag till kännedomen om bladets anatomiska byggnad hos Proteaceerna. (Lunds Univ. Årsskr. XV 1880).

Jungner. (I) Anpassungen der Pflanzen an das Klima in den Gegenden der regenreichen Kamerungebirge. (Bot. Centralbl. XLVII 1891).

— (II) Klima und Blatt in der regio alpina. (Flora LXXIX 1894).

Karsten, G. (I) Entwicklung der Schwimmblätter. (Bot. Ztg. 1888).

— (II) Über die Mangrovenvegetation im Malayischen Archipel. (Bibliotheca botanica, 22. Heft, 1891).

— (III) Morphologische und biologische Untersuchungen über einige Epiphytenformen der Molukken. (Ann. jard. bot. Buitenzorg XII 1894).

Keller, C. Humusbildung und Bodenkultur unter dem Einfluß tierischer Thätigkeit. 1887.

Kerner von Marilaun, Anton. (I) Das Pflanzenleben der Donauländer. 1863.

— (II) Die Abhängigkeit der Pflanzengestalt von Klima und Boden. 1869.

— (III) Österreich-Ungarns Pflanzenwelt. (Die österr.-ungar. Monarchie in Wort und Bild. II. Band, 1. Abt. Wien 1886).

Kihlman, A. O. (I) Pflanzenbiologische Studien aus Russisch-Lappland. (Acta Soc. pro Fauna et Flora Fennica VI 1890. — Auszug in Flora LXXV).

— (II) Bericht einer naturwissenschaftlichen Reise nach Russisch-Lappland im Jahre 1889. (Fennia III 1890).

Kittlitz. Vierundzwanzig Vegetationsansichten von Küstenländern und Inseln des stillen Ozeanes. 1850—52.

Kjellman, F. R. (I) Über Algenregionen und Algenformationen im östlichen Skagerack. (Bihang Sv. Vet. Akad. Handl. V 1878).

— (II) Om växtligheten på Sibiriens Nordkust. (Vega-Expeditionens vetenskapl. iakttagelser I 1882).

— (III) Norra Ishafvets Algflora. (Ebenda III 1883).

— (IV) Ur polarväxternas lif. (Nordenskiöld, Studier och Forskningar. 1884).

Klinge, J. Über den Einfluß der mittleren Windrichtung auf das Verwachsen der Gewässer. (Bot. Jahrb. XI 1890).

Knoblauch, E. Ökologische Anatomie der Holzpflanzen der südafrikanischen immergrünen Buschregion. Habilitationsschrift. 1896.

Korzchinsky, S. Über die Entstehung und das Schicksal der Eichenwälder im mittleren Rußland. (Bot. Jahrb. XIII 1891).

Kostytscheff. Der Zusammenhang zwischen den Bodenarten und einigen Pflanzenformationen. (Scripta bot. hort. Univ. Petrop. III 1890).

Krasan. (I) Die Erdwärme als pflanzengeographischer Faktor. (Bot. Jahrb. II 1882).

— (II) Die Bergheide der südöstlichen Kalkalpen. (Ebenda IV 1883).

— (III) Über die geothermischen Verhältnisse des Bodens und deren Einfluß auf die geographische Verbreitung der Pflanzen. (Verh. zool.-bot. Ges. XXXIII 1884).

Krassnoff, A. Bemerkungen über die Vegetation des Altai. (Auszug in Bot. Jahrb. IX 1888).

Krause, E. H. L. (I) Die Heide. (Bot. Jahrb. XIV 1892).

— (II) Beitrag zur Geschichte der Wiesenflora in Norddeutschland. (Ebenda XV 1892).

Krüger, P. Die oberirdischen Vegetationsorgane der Orchideen in ihren Beziehungen zu Klima und Standort. (Flora 1883).

Kuntze, O. Botanische Exkursionen durch die Pampas und die Monte-Formation. (Naturwiss. Wochenschrift VIII 1893).

Leist, K. Einfluß des alpinen Standortes auf die Ausbildung der Laubblätter. Bern 1889.

Lesage, P. (I) Recherches expérimentales sur les modifications des feuilles chez les plantes maritimes. (Revue gén. de bot. II 1890).

— (II) Sur les rapports des palissades dans les feuilles avec la transpiration. (Comptes rendus Paris CXVIII 1894).

Lothelier. (I) Influence de l'état hygrométrique de l'air sur la production des piquants. (Bull. soc. bot. France XXXVII 1890).

— (II) in Revue gén. de bot. 1890, p. 276.

— (III) Influence de l'éclairement sur la production des piquants des plantes. (Comptes rendus Paris CXII 1891).

— (IV) Recherches sur les plantes à piquants. (Revue gén. de bot. V 1893).

Ludwig. Lehrbuch der Biologie der Pflanzen. 1895.

Lundström, A. (I) Die Anpassungen der Pflanzen an Regen und Tau. (Acta Soc. Reg. Upsal. 1884).

— (II) Anpassungen an Tiere. (Ebenda 1887).

Lyngbye, H. C. Rariora Codana. (Videnskab. Meddelelser naturh. Forening. Kjöbenhavn 1879—80).

Magnin. Recherches sur la végétation des lacs du Jura. (Revue gén. de bot. V 1893).

Marloth. (I) Zur Bedeutung der salzabscheidenden Drüsen der Tamariscineen. (Ber. dtsch. bot. Ges. V 1887).

— (II) Das südöstliche Kalahari-Gebiet. (Bot. Jahrb. VIII 1887).

— (III) Die Naras. Acanthosicyos horrida Welw. var. Namaquana m. (Ebenda IX 1888).

Martius. Tabulae physiognomicae. (Flora Brasil. fasc. I—IX 1840—47).

Masclef. Etudes sur la géographie botanique du Nord de la France. (Journ. de bot. II 1888).

Mayr, H. Die Waldungen von Nordamerika. 1890.

Meigen, Fr. (I) Vegetationsverhältnisse von Santiago. (Bot. Jahrb. XVII 1893).

— (II) Biologische Beobachtungen aus der Flora Santiagos in Chile. (Ebenda XVIII 1894).

Meyen. Grundriß der Pflanzengeographie. 1836.

Middendorff, A. Th. v. Reise in den äußersten Norden und Osten Sibiriens. 4. Band. St. Petersburg 1867.

Müller, P. E. (I) Om Ädelgranen i nogle franske Skove. (Tidsskr. f. pop. Fremstilling 1871).

— (II) Bjärgfyrren (Pinus montana Mill.). (Ebenda VIII, IX, XI).

— (III) Studier over Skovjord. (Tidsskrift for Skovbrug III og VII, 1878 og 1884). — Deutsche Ausgabe: Studien über die natürlichen Humusformen und deren Einwirkung auf Vegetation und Boden. Berlin 1887.

— (IV) Om Regnormenes Forhold til Rhizomplanterne. (Oversigt Kongl Danske Vidensk. Selsk. 1894).

Nathorst. Spetsbergens kärlväxter. (Sv. Vet. Akad. Handl. XX 1883).

Nägeli, C. (I) Bedingungen des Vorkommens von Arten und Varietäten innerhalb ihres Verbreitungsbezirkes. (Sitzungsber. Akad. Wiss. München 1865).

— (II) Verdrängung der Pflanzenformen durch ihre Mitbewerber. (Ebenda 1872).

Nehring. Über Tundren und Steppen. 1890.

Nilsson, Alb. Studier öfver stammen såsom assimilationsorgan. (Götheborg Vetensk. Sällsk. Handl. XXII 1887).

Oltmanns. (I) Die Wasserbewegung in der Moospflanze. (Cohns Beiträge zur Biologie der Pflanzen. IV. — Ber. dtsch. bot. Ges. III 1885).

— (II) Über die Kultur- und Lebensbedingungen der Meeresalgen. (Jahrb. f. wiss. Bot. XXIII 1892).

— (III) Über die photometrischen Bewegungen der Pflanzen. (Flora 1892).

Örsted, A. S. De regionibus marinis. 1844.

Petit, E. Korsikas Makkis. (Nationaltidende 1884).

Petry. Die Vegetationsverhältnisse des Kyffhäusergebirges. 1889.

Pfitzer, E. Beiträge zur Kenntnis der Hautgewebe der Pflanzen. (Jahrb. f. wissensch. Bot. VII u. VIII, 1870 u. 1872).

Pick, H. (I) Beiträge zur Kenntnis des assimilierenden Gewebes armlaubiger Pflanzen. Diss. Bonn 1881.

— (II) Über den Einfluß des Lichtes auf die Gestalt und Orientierung der Zellen des Assimilationsgewebes. (Bot. Centralbl. XI 1882).

Post, H. v. (I) Studier öfver nutidens koprogena jordbildningar, gyttja, torf och mylla. (Sv. Vet. Akad. Handl. IV 1862. — Übersetzt von Ramann in Landwirtsch. Jahrb. XVII).

— (II) Växtställena i mellersta Sverige. 1862.

Ramann, E. Forstliche Bodenkunde und Standortslehre. 1893.

Raunkiär, Chr. Vesterhavets Öst- og Sydkysts Vegetation. (Borchs Kollegiums Festskrift, Kjöbenhavn 1889).

Ravn, F. K. Sur la faculté de flotter chez les graines de nos plantes aquatiques et marécageuses. (Bot. Tidsskr. XIX 1894).

Reiche, K. Über polster- und deckenförmig wachsende Pflanzen. Santiago 1893.

Reinhardt, J. Th. Brasiliens Urskov. (Almenfattelige Naturskildringer, uidgivne af Chr. Fr. Lütken. I 1863).

Reinke, J. Algenflora der westlichen Ostsee. (6. Bericht der Kommission zur wissensch. Untersuchung der deutschen Meere 1889).

Reiter, H. Die Consolidation der Physiognomik. Graz 1885.

Rosenvinge, L. K. Vegetationen i en sydgrönlandsk Fjord. (Geograf. Tidsskr. X 1889—90).

Ross, H. Beiträge zur Kenntnis des Assimilationsgewebes und der Korkentwicklung armlaubiger Pflanzen. Diss. Freiburg 1887.

Sachs, C. Aus den Llanos. Leipzig 1888.

Sachs, Jul. (I) Handbuch der Experimental-Physiologie der Pflanzen. 1865.

— (II) Über den Einfluß der chemischen und der physikalischen Beschaffenheit des Bodens auf die Transpiration. (Landw. Vers.-Stat. I 1859).

Sachsse, Rob. Lehrbuch der Agrikulturchemie. 1888.

Sauvageau. Mehrere Abhandlungen über Anatomie und Morphologie der Potamogetonaceen, Hydrocharitaceen etc. (Journ. de bot. 1889, 1890, 1891, 1894).

Schenck, H. (I) Über Strukturänderung submers vegetierender Landpflanzen. (Ber. dtsch. bot. Ges. II 1884).

— (II) Vergleichende Anatomie der submersen Gewächse. (Bibliotheca botanica I 1886).

— (III) Die Biologie der Wassergewächse. Bonn 1886.

— (IV) Über das Aerenchym. (Jahrb. f. wiss. Bot. XX 1889).

— (V) Über die Luftwurzeln von Avicennia tomentosa und Laguncularia racemosa. (Flora 1889).

— (VI) Biologie und Anatomie der Lianen. Jena 1892 und 1893.

— (VII) Bedeutung der Rheinvegetation für die Selbstreinigung des Rheines. (Centralbl. f. allgem. Gesundheitspflege, Bonn 1893).

Schilling, A. J. Anatomisch-biologische Untersuchungen über die Schleimbildung der Wasserpflanzen. (Flora LXXVIII 1894).

Schimper, A. F. W. (I) Über Bau und Lebensweise der Epiphyten Westindiens. (Bot. Centralbl. XVII 1884).

— (II) Die Wechselbeziehungen zwischen Pflanzen und Ameisen. 1888.

— (III) Die epiphytische Vegetation Amerikas. 1888.

— (IV) Über Schutzmittel des Laubes gegen Transpiration. (Sitzungsber. Akad. Berlin 1890 II).

— (V) Die indo-malayische Strandflora. 1891.

— (VI) Die Gebirgswälder Javas. (Forstl.-naturwiss. Zeitschr. 1893).

Schirmer, Henri. Le Sahara. Paris 1893.

Schouw, J. F. Grundträk til en alm. Plantegeografi. 1821.

Schube, Th. Beiträge zur Kenntnis der Anatomie blattarmer Pflanzen. Breslau 1885.

Schütt, Fr. (I) Analytische Planktonstudien. 1892.

— (II) Das Pflanzenleben der Hochsee. 1893.

Schwendener, S. Die Spaltöffnungen der Gramineen und Cyperaceen. (Sitzungsber. Akad. Berlin 1889).

Sendtner, O. (I) Vegetationsverhältnisse Südbayerns. 1854.

— (II) Die Vegetationsverhältnisse des Bayerischen Waldes. 1860.

Senft. Der Erdboden. 1888.

Stahl. (I) Über den Einfluß von Richtung und Stärke der Beleuchtung auf einige Bewegungserscheinungen. (Bot. Ztg. 1880).

— (II) Über den Einfluß der Lichtintensität auf Struktur und Anordnung des Assimilationsparenchyms. (Ebenda 1880).

— (III) Über sogenannte Kompaßpflanzen. (Jenaische Zeitschr. f. Naturw. XV 1881).

— (IV) Über den Einfluß des sonnigen oder schattigen Standortes auf die Ausbildung der Laubblätter. (Ebenda XVI 1883).

— (V) Regenfall und Blattgestalt. (Ann. jard. bot. Buitenzorg XI 1893).

— (VI) Einige Versuche über Transpiration und Assimilation. (Bot. Ztg. 1894).

Stange. Beziehungen zwischen Substratkonzentration, Turgor und Wachstum bei einigen phanerogamen Pflanzen. (Bot. Ztg. 1892).

Stebler und Schröter. Beiträge zur Kenntnis der Matten und Weiden der Schweiz. (Landwirtsch. Jahrbuch der Schweiz X 1892).

Steenstrup, Jap. (I) Geognostisk-geologisk Undersögelse af Skovmoserne Vidnesdam- og Lillemose i det nordlige Själland, ledsaget af sammenlignende Bemärkninger, hentede fra Danmarks Skov-, Kjär- og Lyngmoser i Almindelighed. (Danske Vidensk. Selsk. Afhandl. IX 1842. — Der Sonderabdruck erschien 1841).

— (II) Törvemosernes Bidrag til Kundskab om Landets forhistoriske Natur og Kultur. (Beretning om Landmandsforsamlingen i Kjöbenhavn 1869).

Steenstrup, Joh. Overfladevandets Varmegrad, Saltmängde og Farve i Atlanterhavet. (Vidensk. Meddel. naturh. Forening, Kjöbenhavn 1877—78).

Stefánsson, St. Fra Islands Växtrige. II. (Ebenda 1894).

Stöhr. Über das Vorkommen von Chlorophyll in der Epidermis der Phanerogamen-Laubblätter. (Sitzungsber. Akad. Wien 1879).

Tanfiljew, G. Die Waldgrenzen in Südrußland. 1894.

Thurmann, J. Essai de phytostatique, appliqué à la chaîne du Jura. Berne 1849.

Treub, M. Notice sur la nouvelle flore de Krakatau. (Ann. jard. bot. Buitenzorg VII 1888).

Tschirch, A. (I) Über einige Beziehungen des anatomischen Baues der Assimilationsorgane zu Klima und Standort. (Linnaea XLIII 1882).

Tschirch, A. (II) Beiträge zu der Anatomie und dem Einrollungsmechanismus einiger Grasblätter. (Jahrb. f. wiss. Bot. XIII 1882).

Unger. Über den Einfluß des Bodens auf die Verteilung der Gewächse. Wien 1836.

Vallot, J. Recherches physico-chimiques sur la terre végétale. 1883.

Vaupell, Chr. (I) De nordsjällandske Skovmoser. Kjöbenhavn 1851.

— (II) Bögens Indvandring i de danske Skove. Kjöbenhavn 1857.

— (III) De danske Skove. Kjöbenhavn 1863.

Vesque, Jul. (I) Influence de la température du sol. (Ann. sc. nat. Bot. 6. sér. VI 1878).

— (II) L'espèce végétale. (Ibid. 6. sér. XIII 1882).

— (III) Essai d'une monographie anatomique et descriptive de la tribu des Capparidées. (Ibid. 6. sér. XIII 1882).

— (IV) Sur les causes et sur les limites des variations de structure des végétaux. (Annales agronomiques IX et X, 1883 et 1884).

— (V) Sur les réservoirs d'eau des plantes. (Ibid. XII).

— et Viet. De l'influence du milieu sur la structure anatomique des végétaux. (Ann. sc. nat. Bot. 6. sér. XII 1881).

Volkens. (I) Zur Kenntnis der Beziehungen zwischen Standort und anatomischem Bau der Vegetationsorgane. (Jahrbuch Berlin. Bot. Garten. III 1884).

— (II) Die Flora der ägyptisch-arabischen Wüste. 1887.

— (III) Über Pflanzen mit lackierten Blättern. (Ber. dtsch. bot. Ges. VII 1890).

Vöchting, H. (I) Beiträge zur Morphologie und Anatomie der Rhipsalideen. (Jahrb. f. wissensch. Bot. IX 1874).

— (II) Über Organbildung im Pflanzenreich. 2 Bde. Bonn 1878—84.

— (III) Über die Lichtstellung der Laubblätter. (Bot. Ztg. 1888).

— (IV) Die Abhängigkeit des Laubblattes von seiner Assimilationsthätigkeit. (Ebenda 1891).

— (V) Über die Bedeutung des Lichtes für die Gestaltung blattförmiger Kakteen. (Jahrb. f. wiss. Bot. XXVI 1894).

Wagner, A. Zur Kenntnis des Blattbaues der Alpenpflanzen und dessen biologischer Bedeutung. (Sitzungsber. Akad. Wien CI 1892).

Wallace, Alfr. Natural selection and tropical nature. 1891.

Walliczek. Studien über die Membranschleime vegetativer Organe. (Jahrb. f. wiss. Bot. XXV 1893).

Warburg, O. Vegetationsschilderungen aus Südostasien. (Bot. Jahrb. XVII).

Warming, Eug. (I) En Udflugt til Brasiliens Bjärge. (Tidsskr. for popul. Fremstill. af Naturvidensk. 1869. — Übersetzt von Zeise in der Natur 1881, von Fonsny in La Belgique horticole 1883).

— (II) Om nogle ved Danmarks Kyster levende Bakterier. (Vidensk. Meddelelser naturh. Forening, Kjöbenhavn 1875).

— (III) Rhizophora Mangle. (Bot. Jahrb. IV 1883).

— (IV) Om Skudbygning, Overvintring og Foryngelse. (Naturhist. Foren. Festskrift 1884).

Warming, Eug. (V) Om Grönlands Vegetation. (Meddelelser om Grönland XII 1887).

— (VI) Fra Vesterhavskystens Marskegne. (Vidensk. Meddelelser naturh. Forening, Kjöbenhavn 1890).

— (VII) De psammofile Vegetationer i Danmark. (Ebenda 1891).

— (VIII) Lagoa Santa. Et Bidrag til den biologiske Plantegeografi. (Danske Vid. Selsk. Skr. 6. Räkke, VI 1892).

— (IX) Om planteväxten i det tropiske Amerika. (Forhandl. 14. Skandinav. Naturforskermöde. Kjöbenhavn 1892).

— (X) Linnaea borealis. (Naturen og Mennesket VIII 1892).

— (XI) Sur la biologie et l'anatomie de la feuille des Velloziacées. (Bull. acad. science. Copenhague 1893).

— (XII) Om et Par af Myrer beboede Träer. (Vidensk. Meddelelser naturh. Forening, Kjöbenhavn 1893).

— (XIII) Exkursionen til Fanö og Blaavand i Juli 1893. (Bot. Tidsskr. XIX 1894).

— (XIV) Om tropisk Agerbrug og Kulturplanter. (Geograf. Tidsskr. XII 1894).

Weber, C. (I) Über die Zusammensetzung des natürlichen Graslandes in Westholstein, Dithmarschen und Eiderstedt. (Schriften naturw. Ver. für Schleswig-Holstein IX 1892).

— (II) Vegetation des Moores von Augstumal. (Mitteilungen des Vereines zur Förderung der Moorkultur im deutschen Reiche XII 1894).

— (III) Veränderungen in der Vegetation der Hochmoore etc. (Ebenda XII 1894).

Weed, W. H. Formation of travertine and siliceous sinter by vegetation of hot springs (9. Ann. Report of United States Geolog. Survey 1887—88).

Westermaier. Über Bau und Funktion des pflanzlichen Hautgewebesystems. (Jahrb. f. wiss. Bot. XIV 1884).

Wiesner, J. (I) Die natürlichen Einrichtungen zum Schutze des Chlorophylls. (Festschrift zool.-bot. Ges. Wien 1876).

— (II) Ombrophile und ombrophobe Pflanzen. (Sitzungsber. Akad. Wien CII 1893).

Wille, N. (I) Bidrag til Algernes physiologiske Anatomi. (Sv. Vet. Akad. Handl. XXI 1885).

— (II) Kritische Studien über die Anpassungen der Pflanzen an Regen und Tau. (Cohns Beiträge zur Biologie der Pflanzen IV 1887).

Willkomm, M. Vegetation der Strand- und Steppengebiete der iberischen Halbinsel. 1852.

Wittrock, V. B. (I) Om snöns och isens flora. (Nordenskiöld, Studier och forskningar. Stockholm 1883).

— (II) Biologiska Ormbunkstudier. (Acta horti Bergiani I 1891).

Register.

*) Die Bezeichnung Anpassung umfasst, in weiterem Sinne gebraucht, zwei scharf auseinander zu haltende Begriffe: Angepasstheit und eigentliche (direkte) Anpassung.

Die primäre Wurzel (auch »Hauptwurzel« genannt) ist die durch die Entwicklung der Keimwurzel (radicula) gebildete erste Wurzel der Pflanze.

